

Dr. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,
wissenschaftlich dargestellt
in Wort und Bild.

Dritter Band.

Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von

Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

102., 103. u. 104. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1909.



Bei den Janelliden haben wir eine gröbere Furchung als bei den übrigen (VI, 13—15). Die mediane Furche, welche das Notum halbiert und der rechts das Mantelfeld anliegt, geht als einfache Nackenfurche nach vorn und teilt sich hinter den Tentakeln in jene beiden divergierenden Furchen, durch welche Plate das Kopfschild begrenzt (s. o.). Doch ist es ebenso angängig, diese beiden Furchen als Genitalfurchen zu nehmen, denn die rechte führt in der Tat zur Geschlechtsöffnung; und da bei *Aneitella* die Furchen gleich getrennt vom Manteldreieck kommen, so mag diese Auffassung die richtigere sein. Dann hat man die Nackenfurche als fehlend zu bezeichnen. Von der medianen Rückenfurche und den Genitalfurchen aus strahlen sekundäre Furchen annähernd parallel schräg nach hinten aus. Wo ein Hyponotum durch ein Perinotum abgesetzt ist, gehen sie auf jenes über; ja sie durchsetzen die Seitenfelder der Sohle und machen erst an der locomotorischen Mittelsohle halt. Wenn sich nicht manche der Furchen auf dem Rücken gleich an ihrem Beginn oder später gabelten, dann könnte man von Metamerie oder, wie ich schrieb, von Pseudometamerie reden. Diese metamere Anordnung wird noch deutlicher durch die weitere Gliederung. Die metameren Felder werden nicht durch Querfurchen in kleinere Felder geteilt, sondern jedes Feld hat — gleichgiltig ob es durch weitere Furchengabelung in zwei geteilt ist oder nicht — eine Reihe derbumrandeter Drüsenöffnungen aufzuweisen.

Hautskulptur der Soleoliferen.

Unter den Soleoliferen haben die Vaginuliden und Atopiden im allgemeinen ein glattes Notum und Hyponotum; das Notum wird höchstens papillös durch die Öffnungen zahlreicher Hautdrüsen, die namentlich gegen das Perinotum zu schärfer hervortreten. Bei den Oncidiiden wird das Notum meist drüsig papillös mit wechselnder, aber zunehmender Größe der Papillen, welche teils Drüsen, teils Rückenaugen tragen; nicht selten hebt sich eine centrale Papille durch Struktur und Größe als Scheitelpapille heraus (VII, 11). Die Haut zwischen den Papillen kann sich in Büscheln dünner Fäden erheben und adaptive Kiemen bilden. Bei *Oncidiella* u. a. endlich sieht man am Perinotum einen Kranz von Giftdrüsen hervortreten.

Kiel. Mantelrinne. Leisten.

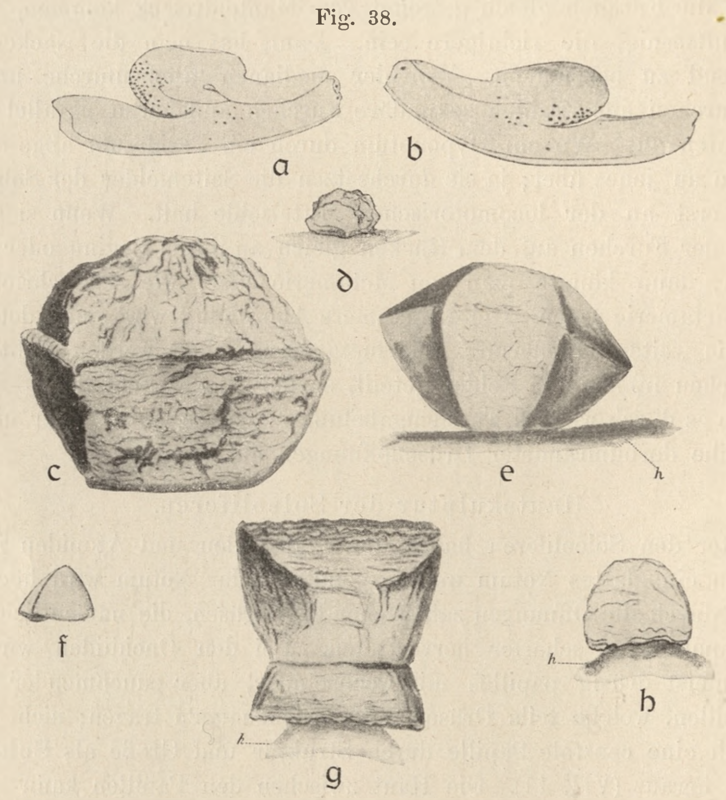
Der Kiel auf dem Schwanzrücken, der sich bisweilen in Zacken zuschärft, wurde oben erwähnt, ebenso die Mantelrinne mancher Nacktschnecken und die Mantelleiste einiger Halbnacktschnecken. Sie kommt nicht nur bei der *Parmarion*-Gruppe vor, sondern auch bei einigen Vitriniden, Testacelliden und Urocycliden. Unter diesen haben wir eine ähnliche Leiste bisweilen an den Seiten des Schwanzes, annähernd parallel zum Sohlenrande in mittlerer Höhe. Bei *Apera* (IV, 9—11) finden wir, indes nicht immer, eine Kante, welche am Hinterende ein Rückenfeld abgrenzt, vermutlich die Lunge.

Der Kiel ist meist weniger muskulös als das übrige Integument, daher er sich bei dessen Kontraktion in Schlangenwindungen zusammenschiebt.

Dermocalcite.

Schließlich mag noch unter den Halbnacktschnecken der sonderbaren Rauhigkeiten gedacht werden, welche bei einer *Parmacochlea* hauptsächlich am Mantel, aber auch an den Seiten des Körpers vorkommen (Textfig. 38 *a, b*).

Fig. 38.



Parmacochlea Smithi Srth. *a* von rechts, *b* von links, zeigt die Lage der Dermocalcite. *c, d, e* Dermocalcite vom Mantel. *f, g, h* von der Haut. Nach Simroth.

Sie haben sich als Kalkkörner oder Dermocalcite herausgestellt, die in Kristallen auftreten. Man findet Tetraeder, abgestumpfte sechsseitige Doppelpyramiden (*e*) u. dgl., die dem Integument fest aufgewachsen sind. Ich habe unterlassen, mit Anwendung polarisierten Lichtes zu prüfen, ob alle diese Formen hexagonal und somit Calcit sind, oder ob auch Aragonit darunter vorkommt. Auf die Bedeutung für die Theorie der Absonderungen kommen wir zurück (s. u.).

6. Die Färbung und Zeichnung der Pulmonaten.

Die Basommatophoren sind im allgemeinen einfach gefärbt, schwärzlich oder selten weißlich, wobei albine Formen unter den dunklen Arten auftreten.

Dieselbe Einfarbigkeit weist ihre meist pigmentarme Schale auf. Nur gelegentlich zeigt die Limnäenschale Spuren von Längsbändern. Querbänderung, in der Richtung der Zuwachsstreifen, beruht wohl nur auf der individuellen Schwäche des Mantelrandes, den Kalk nicht kontinuierlich, sondern bloß intermittierend abzuscheiden, wie wir ähnliche Erscheinungen gelegentlich u. a. bei unserem *Buliminus* (*Zebrina*) *radiatus* finden. Hier lagern sich durchscheinende Querstreifen der sonst weißen Schale ein.

Auf dem Lande finden wir eine Fülle von Farben und Zeichnungen; dabei geht, was zunächst sonderbar anmutet, die Zeichnung der Schale der vieler Nacktschnecken parallel.

Gelbliche, auch fleischfarbene, durch beigemengtes Schwarz „fleischgraue", selbst grünliche Töne, die ebensooft ins Rötliche oder Bräunliche übergehen, überziehen den Körper zumeist in harmonischer, verwaschener Abschattierung. Der Kopf ist etwas dunkler, die Fühler wieder nach der Spitze zu heller. Die bedeckten Stellen an den Seiten des Mantels bleiben blaß, ebenso die Sohle. Bei *Ennea*-Arten wird die Grundfarbe oft orange. Vitrinen und Hyalinen im Feuchten haben schwärzliche, im Süden rotbraune Grundfarbe; sie kann in Blauschwarz übergehen. Bei den Testacellen herrscht Braun vor, bei den Daudebardien Schwarzblau oder Farblosigkeit. Die kleinen *Vertigo*-Arten, wiewohl in ähnlich feuchter Umgebung, bleiben blaß. Die Sohle kann dieselben Farben zeigen wie die Oberseite oder blaß sein, bei den Aulacopoden bleibt oft nur das Mittelfeld blaß, bei anderen die ganze Sohle, bei wieder anderen wird sie durchweg dunkel, bei manchen Daudebardien hat das blasse Mittelfeld vorn einen dunkeln Querrand.

Bei den Nacktschnecken herrschen dieselben Gesetze, oft aber besonders grelle Farben, bei *Limacopsis* grüne und blaue Töne, bei andern grelles Rot und Gelb. Der Nacken unter der Mantelkappe bleibt in der Regel, der mangelnden Beleuchtung zufolge, blaß, doch hat *Agriolimax melanocephalus* gerade hier tiefes Schwarz. Die Ackerschnecken haben oft das dunklere Pigment zu einer gestrichelten und geflammten Zeichnung gruppiert, die vielfach den Rinnen folgt.

Ähnlich verhält sich die Schale. Sie verdankt oft ihr düsteres Aussehen lediglich dem Periostracum. Dazu treten ähnliche Strich- und Flammenzeichnungen, wie bei den Ackerschnecken u. a. in der nackten Haut des Mantels und der Körperseiten, z. B. bei *Helix aspersa* oder bei *Orthalicus* (III, 12). Oft ist das Peristom dunkel, oft die ganze Innenseite der sonst weißen Schale. Die mancherlei Flecke in der Haut des Intestinalsacks sind meist ohne Beziehung zur Schalenfärbung. Die Schale kann hyalin und farblos sein, rein weiß, mit gelblichem, bräunlichem auch grünem Schein, bis sich endlich die Grundfärbung zu grellem Rot und Gelb steigert. Blau scheint hier ausgeschlossen.

Alles das betrifft die Grundfärbung. Zu ihr gesellen sich aber noch in zahlreichen Fällen bestimmte Bänder, bisweilen eins, das bald in einer

dunklen Linie besteht, bald hell gerandet ist. Statt des einen kommen meist fünf vor, glatt fortlaufend oder unterbrochen. Verschmelzungen und Steigerung auf sechs, durch Spaltung eines Bandes, finden bei der Diskussion der Variations- und Vererbungsgesetze vielfache Verwendung. Das Auffällige ist nun, daß wir bei den Nacktschnecken ganz dieselben Bindenzeichnungen in der Haut selbst finden, an den Seiten des Leibes so gut, wie auf dem Mantelschild. Und hier läßt sich die Entstehung verfolgen. Wir erhalten zunächst auf jeder Seite des Leibes bei den Limaciden und Arioniden eine dunkle Binde, ebenso auf dem Mantel. Sie wird, indem sich das Pigment immer schärfer auf diese Linien konzentriert, von helleren Linien eingefaßt. Dadurch wird das Pigment auch lateral und medial in eine solche Linie geordnet, und wir erhalten jederseits drei Binden (VI, 23, 24). Wäre nicht der trennende Rückenkiel, so würden die mittleren Binden in eine verschmelzen, und wir hätten die gleiche Zahl wie in der Schale der Heliciden. Das zeigt sich auf dem Mantelschild, wo in der Tat ein einheitliches dunkles Mittelfeld bleibt, also die Fünfzahl zustande kommt, wenn auch selten in voller Schärfe. Die Parallele zwischen der Zeichnung der Schale und der Nacktschnecken wird noch klarer dadurch, daß innerhalb der gebänderten Arten bei beiden Bänderlosigkeit und Einfarbigkeit vorkommt. *Philomycus* hat eine Art mit scharfen schwarzen Binden auf dem großen Mantel, die anderen Species haben höchstens eine helle Mittellinie und verschwommene braune Bänderung, meist nur geflammte Flecken, oder sie sind einfarbig.

Wenn also überhaupt ein durchgreifendes Zeichnungsgesetz für die Haut und die Schale der Pulmonaten sich aufstellen läßt, dann kann es nur besagen, daß die Zeichnung, insoweit sie überhaupt festere Bahnen einschlägt, auf die Bildung von dunklen Längsbinden hinausläuft.

Unter den Soleoliferen haben die Vaginuliden fast immer einen hellen Mittelstreifen auf dem Rücken. Er entspricht der Nahtlinie, in welcher die vordringenden Mantelränder auf dem Notum zusammentreffen. *Atopos* geht von Längsbänderung zu Kreuzstreifung über (VII, 1—4). Die Oncidien bekommen vielleicht von allen Pulmonaten die unregelmäßigste Zeichnung.

Im einzelnen lassen sich noch viele Besonderheiten verfolgen. So werden nicht selten die Nackenlinien, unter denen die Fühlermuskel hin- und hergleiten, hell oder dunkel aus der Umgebung abgehoben. Der Rückenkiel kann sich ebenso in den beiden Gegensätzen der Färbung bemerklich machen. Zu seinen Seiten kann Dunkelung eintreten, welche eine Art Längsbinde ergibt, die sich aber nur auf das Hinterende beschränkt. Solche Anfänge kommen auch ohne Kiel vor, bei Succineen z. B. Die Gruppierung von Pigment um größere Drüsenöffnungen (bei Janelliden z. B.), auf bestimmten Runzeln, in scharfen Radiärlinien, z. B. auf der Sohlenleiste, an der Mantelrinne der Amalien, läßt alle diese Einzelheiten schärfer hervortreten und hat oft erst die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt.

II. Das Integument.

Wie bei den Vorderkiemern besteht das Integument im allgemeinen aus einem einschichtigen Epithel. Daran schließt sich als Cutis Muskulatur und Bindegewebe. Das Epithel entbehrt oft der Cuticularsubstanzen, dafür ist es reich an Drüsenzellen, zu denen sich bei einigen Gruppen schärfer umschriebene mehr- oder vielzellige Drüsen gesellen. Die einzelligen Drüsen, sehr verschiedenartiger Natur, senken sich fast immer in die Cutis ein, und dabei entsteht der absonderliche Fall, daß es sich häufig nicht ausmachen läßt, ob die Drüse aus einer eingesenkten Epithelzelle entstanden ist, oder ob es sich um den Durchbruch mesodermaler Elemente nach außen handelt. Die Drüsen sondern teils Kalk, teils Pigment, teils Schleim ab, letzteren in sehr verschiedener Form. Und da sich in speziellen Fällen noch eigenartige Wehrdrüsen dazu gesellen, so entsteht ein ganz besonderer Reichtum des histologischen Bildes, das wohl nur bei den Turbellarien, zumal bei den Landplanarien, seinesgleichen findet. Dabei sind viele mehrzellige Drüsen, Fuß- und Schwanzdrüse sowie die Drüsenschläuche der Soleoliferen und Janelliden noch gar nicht berücksichtigt.

Man könnte beinahe die Drüsen mit den Bindegewebselementen auf eine Stufe stellen, und es geschieht nur aus Rücksicht auf die gewöhnliche Einteilung der Histologie, daß sie besonders behandelt und ans Epithel angeschlossen werden.

Bei der Besprechung lasse ich zunächst den Mantel namentlich der schalentragenden Formen beiseite, da er bei der Besprechung der Schalenbildung besondere Schilderung verlangt.

a) Das gewöhnliche Epithel.

Die Grundlage der Hautdecke ist ein einschichtiges Cylinderepithel. Verschiedenheiten bestehen in der Höhe und Form der Zellen. Sie sinken nur selten unter die Höhe des kubischen Epithels herab; auf der Sohle pflegen sie höher zu sein. Ebenso sind sie auf den Runzeln höher als in den trennenden Furchen dazwischen, und auch da, wo sich die Papillen zu spitzen Dornen erheben, wie bei *Helicarion idae* nach Sarasins, kommt es doch zu keiner weiteren Umbildung (Textfig. 41 *A*). Basalwärts pflegen sie in Füße oder Wurzeln auszulaufen, mit denen sie sich in der Basalmembran und anderen Gewebselementen befestigen. Ausnahmsweise wohl nur fehlen die unteren Ausläufer, und die Zellen schließen unten glatt ab, wie es Plate von *Daudebardia* angibt (s. u.). Außer der Höhe wechselt die Form insofern, als zwar die Zellen mit ihren freien oberen Rändern, soweit nicht andere Elemente, Sinneszellen, Drüsengänge und dergl., sich dazwischenschieben, allseitig aneinander stoßen, als aber durch Verjüngung nach unten Zwischenräume bleiben. So sehr man geneigt sein mag, derartige sanduhrförmige oder spitzkonische Gestalten auf Rechnung

von Reagentien und postmortalen Veränderungen zu setzen, so vorsichtig wird man sein müssen im Urteil. Nalepa zeigte, daß die Intercellularräume des Epithels mit den Bluträumen in Verbindung stehen und sich von diesen aus injizieren lassen, wobei die Injektionsmasse allerdings selten über das basale Drittel zwischen den Zellen vordringt. Die Annahme allerdings, daß die Räume für die Aufnahme und Abgabe von Wasser in Frage kommen, wird man wohl zurückweisen müssen.

Ein anderer Punkt, der noch nicht genügend beachtet und geklärt zu sein scheint, ist die Verbreitung des Wimperepithels. Sicher ist, daß es bei den Basommatophoren des Wassers viel weiter über den Körper reicht, als bei den Stylommatophoren. Die ganze Haut soll wohl bei jenen flimmern, soweit sie nicht von der Schale bedeckt ist. Bei den Landschnecken dagegen beschränken sich die Cilien im allgemeinen auf die Sohle; bei *Arion* aber wimpern auch die seitlichen Körperwände, und für *Bulimus radiatus* und *Helix lapicida* gibt Leydig in Übereinstimmung mit Semper das gleiche an. Dazu fand er noch eine Wimperzone am Rande des Pneumostoms bei einigen *Helix* und bei *Limax arborum*, ja bei letzterem erstreckt sie sich am Rande des Mantels weit nach vorn. Auf der anderen Seite scheint es ihm, daß zwar die Wimperung der Fußdrüse sich auf die Sohle fortsetzt, daß aber auf dieser flimmernde Epithelzellen von nicht flimmernden unterbrochen werden. Auch der Fußrand soll bei Janelliden wimpern.

Die Kerne werden, je nach den Arten, verschieden groß gezeichnet. Bei den von Glamann untersuchten Janelliden füllten sie fast die ganze Zelle aus.

Die Epithelien haben nach Leydig zwar einen äußeren Cuticularsaum, doch von kaum wahrnehmbarer Zartheit; nur am Lippenrande wird die Cuticula stärker. Um so auffallender ist die Angabe von Joyeux-Laffuie, daß bei *Oncidium celticum* das Notum eine Cuticula trägt, welche sich beim Abtöten in Süßwasser ablöst, gewiß kein Zeichen aquatiler Herkunft dieser Soleoliferen, um so weniger, als die europäische Art vielleicht am stärksten ans Wasser gebunden ist. Auch sonst wird eine feine Cuticula wiederholt gemeldet. Am auffallendsten sind die Epithelzellen von *Daudebardia* nach Plate, denn sie führen auf der Außenseite eine doppelte Cuticula, eine dunklere an der freien Fläche und eine zartere, blassere darunter; letztere umhüllt die Zelle auf allen Seiten und heftet die Seitenwände in ganzer Länge an die Nachbarn (IX, 1). Schon die verwandte *Testacella* aber hat nach demselben nur eine zarte äußere Cuticula, und die Zellen verjüngen sich nach unten.

Als untere Cuticula kann wohl auch die Basalmembran gelten, soweit sie nachgewiesen ist unter der Form eines strukturlosen Häutchens, das sich wohl auch in Fasern zerlegte. Sie wird allerdings in den meisten Fällen geleugnet und ist, wo vorhanden, von den Bindegewebselementen kaum zu unterscheiden.

Im allgemeinen sind die Epithelzellen blaß, doch fehlt es nicht an Angaben von Pigmenten darin, gelben, rötlichen und seltener blauen. Allerdings bestreitet Plate die Angabe von Lacaze-Duthiers, daß bei *Testacella* das Pigment auch im Epithel liege. Dunkler Farbstoff scheint nur da in der Oberhaut zu liegen und aus ihr zu stammen, wo er in die Schale abgelagert wird (s. u.).

b) Die einzelligen Drüsen der Haut.

Jede Zelle, die eine Cuticula abscheidet, könnte wohl bereits als Drüsenzelle angesprochen werden. Doch kommt es wohl kaum vor, daß die einzelne Epithelzelle sich so verhält, sondern immer ein zusammenhängendes Feld. Ebenso aber stoßen wir auf ganze Epithelien, die, ohne weiter verändert zu sein, doch als Drüsen gelten müssen, da ihre Oberfläche ein Fluidum, gewissermaßen eine flüssig bleibende Cuticula, erzeugt. Solche drüsige Epithelflächen bilden oft die einzige Auskleidung von eingesenkten Schläuchen; ob sie an der freien Haut vorkommen, ist wohl nicht bekannt und nicht leicht zu entscheiden.

Gewöhnliche Epithelzellen können sich anscheinend nach außen öffnen und zu Becherzellen werden, bei denen sich der Kern mit dem Protoplasma am Boden findet, die Secretionsvacuole aber oben. Es fragt sich, wie weit diese echten Becherzellen die Grundlage abgeben für die Gebilde, die aus tieferen Schichten stammen. Manche Gründe sprechen dafür, daß verschiedene Drüsenelemente durch Einsenkung aus der Oberhaut entstehen. So sieht man zunächst Becherzellen, die als Schleimdrüsen nur wenig unter die Basalfläche des Epithels reichen. Doch machen die letzteren schon mehr Schwierigkeiten, denn man trifft im Bindegewebe der Cutis in unmittelbarer Nachbarschaft der Schleimdrüsen Zellen, die dasselbe histologische Aussehen haben. Da wird man geneigt sein, auch von ihnen zu erwarten, daß sie durch Nachschub von unten her die Schleimdrüsen ersetzen und schließlich an die Oberfläche gelangen. Der Schluß wird wesentlich unterstützt durch Künkels Nachweis, wonach die Quellung einer unter Wasser gehaltenen Landlungenschnecke lediglich auf der Quellung des Schleims beruht. Erst durch sie erhält die Haut einer eingetrockneten Schnecke ihre Geschmeidigkeit und Beweglichkeit zurück; und dieser Umstand deutet allein schon mit hoher Wahrscheinlichkeit auf den Zusammenhang der schleimigen Bindegewebszellen hin. Noch augenfälliger ist es bei den Kalkdrüsen. Sehr viele Stylommatophoren mengen dem Schleim kohlensauren Kalk bei, am stärksten wohl *Agriolimax agrestis*. Da aber zeigen sich die Kalkdrüsen ohne weiteres als ein Teil eines weitverbreiteten bindegewebigen Kalknetzes, das oft an tief im Inneren gelegenen Stellen, an den Blutgefäßen oder in der Wand der Leibeshöhle, sich am stärksten verdichtet. Somit dürfte in den Abscheidungen die schulgemäße Unterscheidung zwischen Ectoderm und Mesoderm kaum haltbar sein, zum mindesten mischen sich mesodermale

Elemente den ectodermalen bei, ja man kann schließlich die Sache umkehren und fragen, ob nicht alle Drüsenzellen samt allem Pigment aus dem Innern stammen. Dann hätte man die einfache Becherzelle sogut wie eine epitheliale Pigmentzelle als eine Cutiszelle anzusehen, die sich in das Niveau der Oberhaut gedrängt hätte. Der Beweis, daß sie dem Ectoderm entstammt, wird schwerer zu führen sein, als der von der mesodermalen Natur der Kalkdrüsen. Boll und Leydig halten die Schleimdrüsen für ectodermal, Flemming rechnet sie zeitweilig dem Bindegewebe zu, ebenso definitiv Plate, Hoyer, Jacobi und früher ich selber. Drüsenzellen epithelialer Herkunft sind sicher und zwar reich am Mantel entwickelt (s. u.).

Und damit einige Einzelheiten.

1. Die Schleimdrüsen.

Sie fehlen unter der Schale und bei den Nacktschnecken am Nacken, soweit er von der Mantelkappe bedeckt wird, d. h. also: sie finden sich an allen freien Körperstellen der Landschnecken. Von den Elementen an, die zwischen den Epithelzellen liegen, bis zu den großen, tief eingesenkten, die man mit freiem Auge erkennt, finden sich alle Übergänge. Enorm werden sie z. B. im Mantel von *Parmacella*. Der Streit, ob sie eine Tunica propria haben, die nach Leydig als ihre eigene Zellwand anzusehen ist, oder ob die Grenzmembran dem Bindegewebe zuzurechnen sei, wird wohl hinfällig, wenn man die Drüsenzellen selbst vom Bindegewebe herleitet, dessen Zellen normalerweise strukturlose Fasern und Membranen abscheiden.

Bei den Janelliden findet Plate und nach ihm seine Schüler zwei verschiedene Elemente heraus, die gewöhnlichen Schleimdrüsen mit grundständigem Kern und vacuolisiertem Cytoplasma und schmälere Schläuche, die in den Kreuzungspunkten des protoplasmatischen Netzes färbbare Körnchen bilden. Die beiden Drüsenarten sind nach den Arten und Körperregionen verschieden verteilt, so daß selbst nur die eine Form vorkommen kann. Es bleibt wohl dahingestellt, ob es sich um verschiedene Entwicklungs- oder Reifestadien handelt.

Leydig unterscheidet mehrere Arten von Schleimzellen, die recht voneinander abweichende Produkte liefern, nämlich:

α) solche, die stiftchen- und wetzsteinartige Körperchen abscheiden, die nicht aus kohlensaurem Kalk bestehen. Sie sollen in die Gruppe der Rhabditen und im weiteren Sinne der Nesselkapseln gehören, wie sie in Übergangsformen bei Würmern vorkommen. Fraglich bleibt, ob hier lediglich die Phylacite Andrés gemeint sind oder phosphorsaurer Kalk (s. u.);*)

β) die, welche den klaren Schleim liefern,

*) Da die neuesten Untersuchungen von Wilhelmi die wetzsteinförmigen Körperchen der Turbellarien für die Schleimbildung in Anspruch nehmen (— sie sollen sich zu Schleim verflüssigen —), so liegt es nahe, ihnen bei den Pulmonaten die gleiche Bedeutung zuzusprechen.

γ) solche, welche eine Art zäher Byssusfäden erzeugen. Sie sind besonders bezeichnend für *Amalia marginata*, und zwar nur für die Körperseiten, nicht für den Mantel. In der Tat zieht sich der zähe Schleim dieses Tieres beim Anfassen in firnisartige Fäden aus, wobei zu bemerken ist, daß es sich um ein spezifisches, auf die Art beschränktes Merkmal handelt; denn andere Arten derselben Gattung, z. B. *A. gagates*, haben klaren, leichtflüssigen Schleim.

Bei *Testacella* unterscheidet Plate zwei Sorten von Schleimdrüsen. Sehr groß sind sie im Mantelschild der Nacktschnecken, besonders bei *Parmacella* und *Limax*, und von letzterem bildet Rolle starke Vacuolenbildung ab.

Für *Oncidiella* macht v. Wissel die Bemerkung, daß die Drüsenzellen ebenso vereinzelt in der Haut liegen, als sie sich zu 4 oder 5 gruppieren können, im Übergang zu den mehrzelligen Drüsen (s. u.) In den Soleolae von *Vaginula Gayi* stehen sie nach Keller ähnlich in dichten Paketen.

Bei Basommatophoren sind die Schleimdrüsen am dichtesten in der Sohle angebracht und drängen sich namentlich nach den vorderen seitlichen Rändern. Umgekehrt bemerkt Beutler, daß bei *Paryphanta* der Sohle alle Drüsen fehlen. In den Soleolae der Vaginuliden trifft man sie in mäßiger Zahl, für die Oncidiiden werden sie ebenso angegeben.

2. Die Kalk- und Farbdrüsen.

Von diesen giebt Leydig die Mehrzelligkeit zu. Doch handelt es sich nicht um eine morphologische Sonderung, wobei verschiedene Zellen sich zu einem einheitlichen Gebilde zusammenfügen, sondern die schmale, unregelmäßige Drüsenzelle kann für sich bleiben und durch das Epithel brechen; sie kann sich ebenso mit anderen mesodermalen Elementen in Verbindung setzen, mit Bindegewebszellen, die als Chromatophoren Pigment oder als Kalkzellen Calciumcarbonat enthalten, und die sich netzförmig aneinander schließen können (IX 2).

Charakteristisch ist das Verhalten dieser Excrete gewöhnlichem Schleim gegenüber. Bei *Limax tenellus* und den meisten *Arion*-Arten wird wohl der Hautschleim stets mit den Pigmenten zusammen entleert, ähnlich der Kalk bei der gemeinen Ackerschnecke. Anders aber bei den Arten der *Limax maximus*-Gruppe, die nur am Südhange der Alpen zur Absonderung des bunten Schleims übergehen. Hier haben wir einen nachträglichen Durchbruch des anfangs rein mesodermalen Pigmentes als Excret. Dem entspricht es, daß zuerst bei schwächeren Reizen nur farbloser und erst bei stärkeren Hautcontractionen auch bunter Schleim entleert wird. Die Schnecke, die man in Alkohol abtötet, ist oberflächlich von blassen und nur unmittelbar am Körper von rotem Schleimgerinnsel bedeckt, und dazu aus dem Leben: die gewöhnliche Kriechspur ist ein blasses Schleimband, rot ist es dagegen, wenn die Copula mit ihrem erhöhten Muskeldruck die stärkste Abscheidung in der Haut veranlaßt.

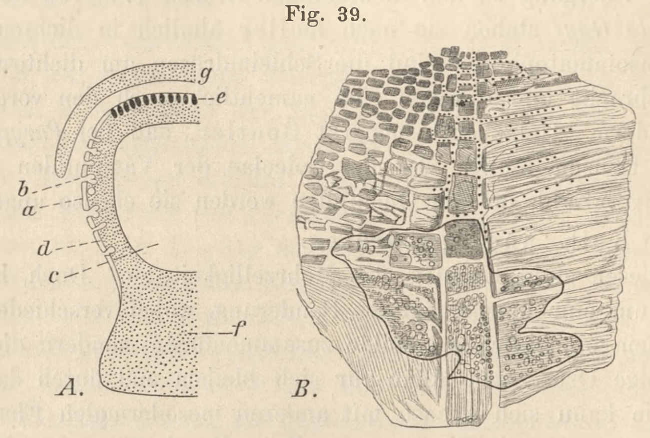
Ob die Dermocalcite der *Parmacochlea* (s. o.) von gewöhnlichen Kalkdrüsen aus erzeugt werden, hat sich leider noch nicht feststellen lassen.

Es dürfte sich um Anhäufungen von solchen handeln, die einen kontinuierlichen Excretstrom liefern. Der könnte dann das regelmäßige Weiterwachsen der Krystalle ermöglichen.

Fraglich bleibt, ob nicht bei exotischen, namentlich tropischen Landschnecken noch andere Excrete gebildet werden, die dem Harn verwandt sind. Doch fehlen darüber genügende Untersuchungen. Vorläufig läßt sich die Sache nur dann unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen, wenn man die einzelligen Hautdrüsen als mesodermale Gebilde betrachtet und ihnen dann die mancherlei Einlagerungen der Cutis zurechnet, gleichgültig ob sie nach außen entleert werden oder nicht (s. u.).

Erwähnt mag werden, daß Leydig den Zusammenhang vieler einzelligen Drüsen mit Nervenfasern nachgewiesen hat.

Fig. 39.



A. Rechte Hälfte eines Querschnittes durch *Hyalina cellaria*, von vorn gesehen. *a* Epithel. *b* Krypten. *c* Leibeshöhle. *d* Strukturlose subepitheliale Bindegewebslage. *e* Große einzellige Schleimdrüsen. *f* Fuß. *g* Mantel. *B.* Haut des Vorderkörpers derselben Schnecke. Die Punkte bedeuten die Krypten, die dunkle Linie das Phylacitenfeld. Nach André.

3. Die Krypten und Phylacite von *Hyalina* (Duftdrüsen?).

André beschreibt von *Hyalina cellaria* und *cheliella* (1064, 1066, 1068) Elemente des Integumentes, die sonst unbekannt sind. Der Vorderkörper trägt etwa hundert kleine Gruben in einer Verteilung, die ihre im einzelnen unbekannte Beziehung zu den Genitalien oder zu den Pallialorganen wahrscheinlich macht. Sie gehen nämlich vom Rücken aus nur auf die rechte Körperseite hinunter, nicht aber auf die linke. Hinter diesem Kryptenfeld liegen die vermutlich als Waffen dienenden Phylacite in einem unregelmäßigen Sattel, der zum Teil vom Mantel verdeckt wird.

Die Krypten sind kleine Gruben, die sich in eine homogene Cutislage einsenken, Beutelchen mit verengerter Mündung. Ihr Epithel wimpert nicht; die Zellen gleichen den gewöhnlichen Epithelzellen, nur erreichen sie die doppelte Höhe. Drüsenzellen sind nicht wahrzunehmen.

Die Phylacite (IX, 3—5) gehören vermutlich in weiterem Sinne unter die Kategorie der Nematocysten oder Trichocysten. Sie entstehen aus kugeligen Bindegewebszellen der Cutis, den Phylacoblasten. Bei jungen Tieren bilden sie zwei bis drei, bei alten nur eine Lage unter dem Epithel. Der Phylacoblast bekommt eine Vacuole, nur selten deren zwei. Kern und Cytoplasma werden gegen die Zellwand gedrängt. In der Vacuole entstehen verschiedene ineinander geschachtelte Kapseln. Die äußere, die nachher den Hut des Phylaciten darstellt, läßt ihren konzentrischen Bau zunächst nicht erkennen. Die kleinere, innere Kapsel, die nachher zum Stiel wird, enthält etwa zwei bis zwanzig minimale Bläschen, die, anfangs rundlich, sich nachher birnenförmig ausziehen. Die Entleerung erfolgt, wahrscheinlich nur auf stärkeren Reiz im äußersten Notfalle, durch den Druck der Hautmuskulatur. Der Phylacoblast wird gegen das Epithel gedrängt, seine Zellwand platzt auf der Außenseite. Ebenso wird das innere Bläschen nach außen gedrängt; es durchbricht hier die äußere Kapsel und drängt sich, gestreckt, über das Epithel vor. Jetzt hat der Phylacit die Form eines Hutpilzes; der Hut bleibt unter dem Epithel, der Stiel ragt darüber frei hinaus. Nunmehr zeigt sich der Hut, der bisweilen seine Ränder ein Stück weit am Stiel mit nach außen schiebt, deutlich konzentrisch geschichtet. Aus dem Ende des Stieles entleeren endlich die kleinen, birnförmigen Bläschen ihren Inhalt nach außen. André vergleicht den Vorgang mit dem Herausquetschen eines Kirschkernes beim Druck auf die Kirsche. Was der wahrscheinlich giftige Inhalt der Bläschen ist, bleibt unbekannt. *Hyalina cheliella,* die den unangenehmen Geruch des Weidenbohrers, *Cossus,* hat, läßt beim Ersticken unter Wasser Öltröpfchen an die Oberfläche steigen, welche die Träger des Duftes sind. Aber es bleibt zweifelhaft, ob das Öl aus den Phylaciten stammt. Man sollte unsere nach Knoblauch riechende *Hyalina alliaria* daraufhin untersuchen.

Der feinere Bildungsmodus der einzelnen Teile der Phylacite bleibt noch unbekannt. Phylacite, die nicht zur Verwendung kommen, können degenerieren, indem der Inhalt der Vacuole in zahlreiche Bläschen zerfällt.

c) Die mehrzelligen Hautdrüsen.

Man kann hier allerlei Übergänge feststellen, Drüsenzellen, die sich zusammenlagern und ihre verlängerten Hälse an einheitlicher Stelle durch das Epithel schicken, wie sie vorhin von *Oncidiella* angegeben wurden oder in stärkerer Ausbildung dem Semperschen Organ zugrunde liegen, oder gemeine Schleimzellen, die sich um eine Einsenkung gruppieren, die bei weiterer Vertiefung zum gemeinsamen Ausführgang wird. Differenzierung und Verzweigung des Ganges, wechselnde Ausbildung der Secretzellen, Hinzunahme anderer Gewebselemente, namentlich muskulöser Natur, schafft dann ein sehr verschiedenes Bild.

Thieles Behauptung, daß in allen Hautdrüsen der Mollusken Stützzellen mit Drüsenzellen abwechseln sollen, könnte man wohl dahin deuten,

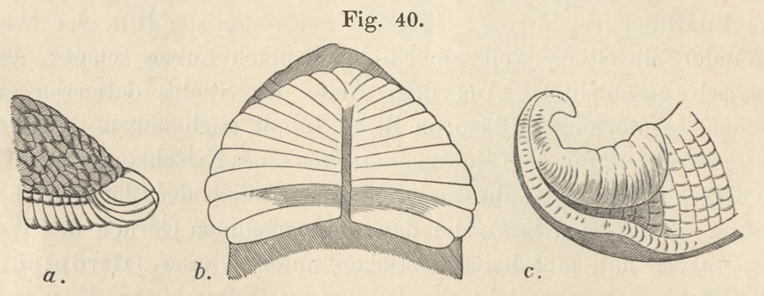
daß die Stützzellen dem Ectoderm, die Drüsenzellen dem Mesoderm angehören, daher immer beide Elemente gemischt auftreten. Andererseits gibt aber gerade diese Auffassung, welche den Drüsenzellen für ihre Ausbildung besonders freien Spielraum läßt, zu Zweifeln Anlaß, da das Epithel sich im engen Gange abzuflachen vermag und dann die Eigenschaften von Stützzellen in keiner Weise mehr zeigt, hingegen selbst secretorisch werden kann. Das Schema erleidet also reichliche Ausnahmen.

Als Regel kann man wohl hinstellen, daß alle vielzelligen Drüsen der Pulmonatenhaut aus den Schleimdrüsen hervorgegangen sind, wenigstens treten Kalk und Pigment, namentlich das letztere, zurück. Was freilich die stark differenzierten Drüsensäcke der Soleoliferen produzieren, darüber fehlen vielfach die Untersuchungen.

1. Die Schwanzdrüse.

Bei unseren *Arion*-Arten vertieft sich der Fußrand oder die Sohlenleiste, die nach hinten an Breite zunimmt, zu einem dreieckigen Feld gerade an der Fußrinne, so daß die Vertiefung auf die Leiste zu liegen

Fig. 40.



a Moreletia angiomphala. Fußende von links. *b Streptostele* (*Elma*) *Nevilli.* Fußende von oben. Vergr. 10 : 1. *c* Dasselbe von rechts. Vergr. 8 : 1. *a* nach Strebel. *b* und *c* nach Wiegmann.

kommt. Bei dem abnormen *Arion*, der außer dem Gehäusebruchsack auch eine Verkürzung des Körpers gegenüber dem Fußrande hatte, so daß dieser weiter über das Hinterende hinausragte, war auch die Grube weiter nach hinten hinausgeschoben, ein Beweis mehr, daß sie lediglich dem Fußrande angehört.

Bei manchen *Zonites* und Hyalinen wird ein ähnliches Feld angegeben, doch vielleicht noch unbestimmter in seiner Abgrenzung und daher ebensooft übersehen. *Moreletia angiomphala* kann nach Strebels Darstellung die Bildung verdeutlichen (Textfig. 40 a).

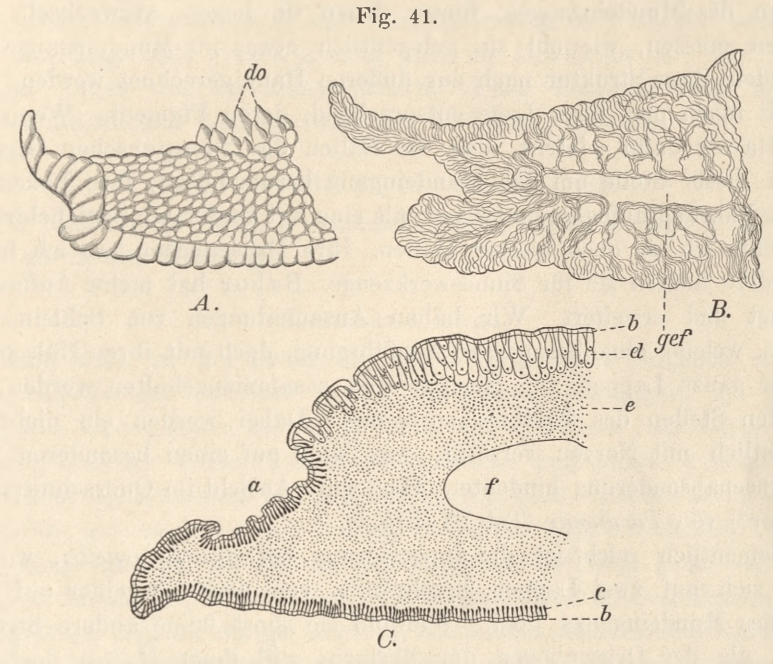
Hierher gehören wohl auch die Wulstbildungen auf dem Fußrückenrande von *Streptostele* (*Elma*), deren Abbildungen ich Wiegmann entlehne (Textfig. 40 b und c). Wiegmann bemerkt, daß ein Schleimporus fehle. Vermutlich liegt eine Drüse vor.

Diesen flachen Gruben steht dann die tiefe Tasche der tropischen Zonitiden und Urocycliden gegenüber, deren Umrandung, wie oben gezeigt

wurde, von dem Fußrand gebildet wird, wodurch sie sich enger an die der Arioniden und Neozonitinen (*Moreletia*) anzuschließen scheinen, als die davon losgelöste Wulstung der Streptostelen. Von einem *Urocyclus* gab ich eine anatomische Darstellung (IX, 6); sie zeigt nur, daß die Tasche weiter nicht kompliziert ist, ihre Wand faltet sich gegen das Ende etwas ein und trägt im Inneren kleine Papillen, die keine Besonderheiten aufweisen. Der Fundus ist glatt.

Als ein Beispiel, daß selbst bei tropischen *Helicarion*-Arten die Schwanzdrüse nur eine flache Einsenkung bedeutet, ohne alle weitere Um-

Fig. 41.



Schwanzdrüse. *A* Schwanzende von *Helicarion Idae* von rechts. *B* Dasselbe im Längsschnitt. *C* Ende von *Arion empiricorum* im Längsschnitt. *a* Schwanzdrüsengrube. *b* Epithel. *c* Kalkdrüsen. *d* Schleimdrüsen des Rückens. *do* Dornen. *e* Cutis. *f* Leibeshöhle. *gef* Gefäß. *A* und *B* nach Fr. und P. Sarasin. *C* nach André.

bildung, gebe ich die Darstellung des Schwanzendes von *Helicarion idae* nach Sarasins. Sie beweist typisch, daß die Grube mit dem sie überragenden Horn nur von der Fußleiste aus zustande kommt (Textfig. 41 *A*, *B*).

Für *Arion* hat namentlich André gezeigt, daß das Schwanzdrüsenfeld die gewöhnliche Hautstruktur hat mit den einzelligen Schleimdrüsen der Sohle, die etwas kleiner sind als die des Rückens; selbst deren Gruppierung weicht kaum von der der Umgebung ab (Textfig 41 *C*). Allerdings mag trotzdem eine geringe Verschiedenheit des Secretes bestehen, da sich namentlich im Frühjahr ein konsistenterer Pfropf hellen Schleims in der Grube ansammelt und sie dadurch besonders bemerklich macht.

Bei den Urocycliden fand ich die Drüsentasche immer secretleer, höchstens waren Fremdkörper, Pflanzensamen u. a. eingedrungen, was auf eine sonst unbewiesene Vorstülpbarkeit hinweisen würde. Beobachtungen in den Tropen müssen zeigen, ob die Drüse zeitweilig eine stärkere Wirksamkeit entfaltet.

2. Das Sempersche Organ.

Die weißlichen Läppchen, die, von Semper entdeckt, von innen her den Mundeingang meist nur in seinem oberen Umfange bei vielen lissopoden Stylommatophoren umgrenzen, wurden wiederholt mit den Hautpapillen des Mundeinganges, hinter denen sie liegen, verwechselt. Die Papillen müssen, wiewohl sie gelegentlich etwas im Mundeingange verschwinden, ihrer Struktur nach zur äußeren Haut gerechnet werden, denn es fehlt ihnen nur, ihrer Lage entsprechend, deren Pigment. Wenn nun auch Babor dafür eintritt, daß die Ballen des Semperschen Organes, die an dieser Stelle um den Mundeingang herum liegen, ihre Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme erlangen, als eine Art vorderster Speicheldrüsen, so möchte ich sie doch hierher stellen. Ihre Drüsennatur gab ich früher an, andere hielten sie für Sinneswerkzeuge. Babor hat meine Auffassung bestätigt und erweitert. Wir haben Ansammlungen von Schleimzellen vor uns, welche, ohne besonderen Ausführgang, doch mit ihren Hälsen, die wie der ganze Lappen von Bindegewebe zusammengehalten werden, bestimmten Stellen des Epithels zustreben. Dabei werden sie nicht unbeträchtlich mit Nerven versorgt, was wohl auf einen besonderen Wert der Drüsenabsonderung hindeutet. Eine gute Ansicht im Querschnitt giebt Täuber*) von *Paralimax* (Taf. IX Fig. 5).

Namentlich reich ist die Innervierung bei *Amalia gracilis*, wo das Organ sich auf zwei Lappen beschränkt, von denen je einer auf jeder Seite des Mundeingangs liegt. Wiewohl sie sonst keine andere Struktur haben, als der Drüsenbogen der übrigen, will ihnen Babor doch eine erhöhte morphologische Bedeutung zusprechen (s. u.).

3. Die Fußdrüse (Suprapedaldrüse).

Kurz, z. T. kaum noch nachweisbar bei den Basommatophoren, wird die Fußdrüse bei den Landformen zu einem Schlauch von verschiedener Länge, der sich entweder in das Gewebe des Fußes hinein erstreckt und in ihm eingeschlossen ist oder darüber frei in der Leibeshöhle liegt zwischen Fuß und Darm. Im ersteren Falle hat das Organ keine eigene Umgrenzung, sondern die Drüsenzellen, um den Ausführgang gruppiert, erstrecken sich zwischen die Elemente des Fußes hinein. Die freie Fußdrüse ist dagegen ein abgeschlossener Schlauch, der bald gerade gestreckt der Mitte des Fußes aufliegt, bald aber auch eine oder mehrere Schlingen

*) H. Täuber. Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren. Ann. Mus. Zool. A. Petersb. V. 1900.

bildet und sein Blindende zurückschlägt. Der Ausführgang ist dagegen auch hier dem Sohlengewebe eingebettet. Das Drüsenepithel zeigt mancherlei Differenzierung.

Wir erhalten etwa folgende Einzelheiten.

A. Basommatophoren.

P. Sarasin erkannte bei *Limnaea*, *Planorbis*, *Physa* und *Ancylus* im vorderen Teile des Fußes ein scharf umschriebenes Drüsenpaket, das sein Secret in eine Vertiefung ergießt, die oben von der Schnauze, unten vom Fußrande begrenzt ist. Die Secretzellen verhalten sich wie bei *Helix* (s. u.). Sie sind, wie alle Gewebselemente, bei *Ancylus* besonders groß. Die Lage läßt keinen Zweifel über die Homologie mit dem gleichnamigen Organ der Stylommatophoren. Dazu kommen dann die erwähnten reichlichen Schleimdrüsen am vorderen Fußrande.

B. Lissopode Stylommatophoren.

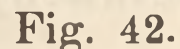
Es finden sich ziemlich erhebliche Unterschiede sowohl in den Umrissen als in der Histologie.

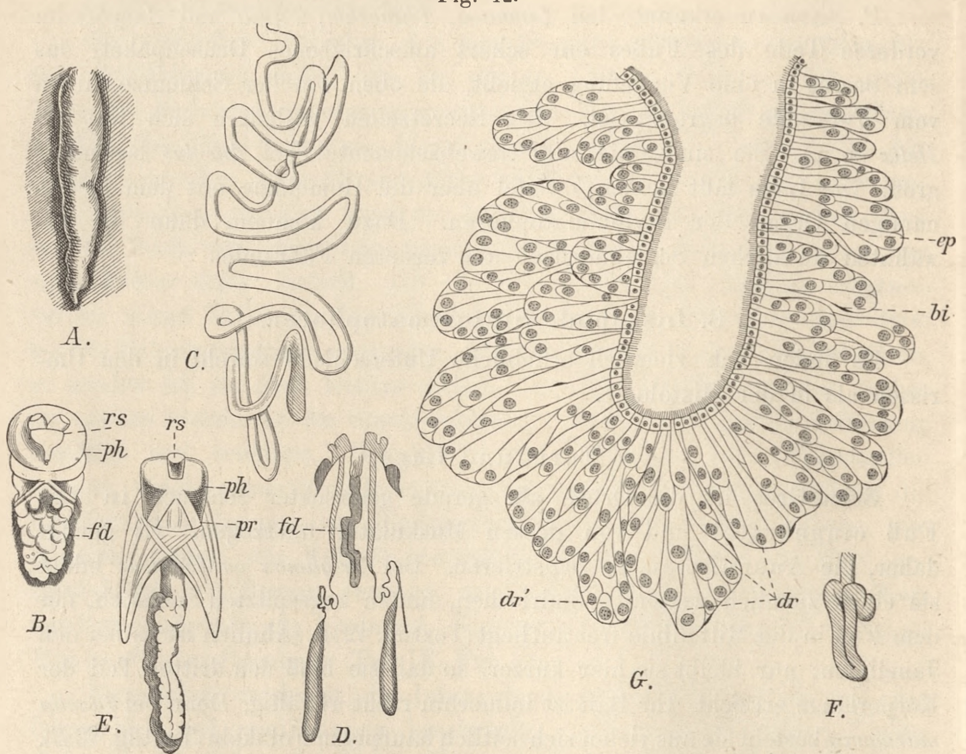
Form und Lage.

Beim Gros ist die Drüse als gerade gestreckter Schlauch in den Fuß eingebettet und von dessen Muskulatur überzogen. Es genügt daher, die Ausnahmen zu registrieren. Bei *Ariolimax californicus* bildet sie einen ziemlich weiten, zylindrischen, hinten zugespitzten Schlauch, der dem Fuß in der Mittellinie frei aufliegt (Textfig. 42 *A*). Ähnlich ist es bei den Janelliden; nur bleibt sie hier kürzer, so daß sie bloß den dritten Teil der Körperlänge erreicht. Ihr Bau ist immerhin recht auffällig. Denn bei *Janella marmorea* besteht sie aus vielen sich seitlich häufenden Follikeln (Textfig. 42 *B*). Am Eingange liegt rechts und links ein besonderes schneeweißes Knöpfchen, das eine accessorische Drüse darzustellen scheint. Einen ähnlichen Bau fand ich bei *Neohyalimax*. Auch *Amalia* hat eine freie Fußdrüse, die platt auf dem Boden der Leibeshöhle liegt. Sehr wechselnd verhalten sich die Raublungenschnecken, selbst innerhalb der engeren Umgrenzung der Testacelliden. Während bei *Daudebardia* die Fußdrüse in den Fuß eingebettet ist, liegt sie bei *Testacella* als schmales, langes Band frei in der Leibeshöhle, wo sie sich, durch Bindegewebe vorn eng an den Schlundring geheftet, je nach dem Contractionszustand in mehrere Schlingen legt (Textfig. 52 *B* und *C*). Plate betont, daß man drei Abschnitte unterscheiden kann; der erste und dritte laufen gerade in der Mittellinie, der mittlere führt die Schlängelungen aus. Das Maximum in dieser Richtung leistet *Apera natalensis*, deren Fußdrüse nach Collinge zu einem äußerst langen, ganz unregelmäßig gewundenen Schlauche wird (Textfig. 42 *C*), während sie bei *A. Burnupi* sich in regelrechten Ausbiegungen nach links und rechts schlängelt. *Plutonia*, *Selenochlamys*, *Pseudomilax* u. a. haben die ein-

gebettete Drüse, während sie bei *Paryphanta* sich wieder frei in der Leibeshöhle lagert. Gerade zieht sie bei *Schizoglossa* hin, wobei nur das proximale Ende als kurzes Caecum sich abbiegt.

Die Auriculiden stellen sich in der Fußdrüse rein auf die Seite der Stylommatophoren, und zwar skizziert Plate das Organ von *Pythia*


Fig. 42.



Freie Fußdrüsen. *A Ariolimax californicus. B Janella. C Apera natalensis. D Atopos Semperi*, daneben die Simrothschen Drüsen. *E Vaginula Hedleyi. F Vaginula Leydigi. G Oncidiello coquimbensis*, Längsschnitt. *bi* Bindegewebe. *dr* und *dr'* Drüsenzellen in verschiedenen Gruppierungen. *ep* Epithel. *fd* Fußdrüse. *ph* Pharynx. *pr* dessen Protractor. *rs* Radulascheide. *A*, *B*, *D*, *E*, *F* nach Simroth. *C* nach Collinge. *G* nach von Wissel.

scarabaeus so, daß es sich am besten an *Ariolimax* anschließen würde: „Die Suprapedaldrüse ist gut entwickelt, d. h. sie bedeckt das vordere Drittel eines etwas kontrahierten Fußes. Sie stellt einen spitzkegelförmigen Sack mit weitem Lumen und sehr großer äußerer Mündung dar.“

Histologische Struktur (IX, 7, 8, 10, 11).

Vom inneren Bau einheimischer Arten gibt André die ausführlichste Darstellung. Danach haben die Nacktschnecken die kompakteste Drüse, während bei den übrigen sich die Secretzellen viel mehr zwischen dem Bindegewebe und der Muskulatur des Fußes verlieren. Vorn über dem

Eingang liegen zunächst ein Paar Drüsenpakete, welche André als obere Drüse der eigentlichen Fußdrüse gegenüberstellt. Unbedeutend bei den Limaciden, bilden sie bei *Zonites* und manchen *Helix*-Arten eine Lage, die seitlich in die eigentliche Fußdrüse übergeht, während sie bei *Helix acuta*, *obvoluta* und *lapicida*, bei *Clausilia* und *Buliminus* als scharf umschriebene Massen in die Leibeshöhle ragen.

Der Ausführgang, der die ganze Fußdrüse durchzieht, ist vorn zunächst abgeplattet oder von elliptischem Querschnitt. Nachher erheben sich vom Boden zwei Längswülste, die eine mediane Rinne zwischen sich fassen. Dazu kommen bei mancher *Helix* im hinteren Abschnitt mehrere (3 oder 4) Längswülste an der Decke, die auch P. Sarasin beschreibt. Bei *Paralimax* werden die Bodenwülste nach Täuber besonders hoch. Sie sind, wie die Rinne zwischen ihnen, überall mit hohem Flimmerepithel bekleidet. Dabei kann dieses eine Cuticula haben (*Vitrina*, *Limax*) oder nackt sein (*Helix nemoralis*, *pisana* u. a.). Das übrige Epithel ist niedriger und wimpert nicht, nur bei *Helix aspersa* wurden auch an den Wülsten der Decke kurze Cilien beobachtet. In bezug auf die Cuticula wechselt es ebenso. An der Decke lagern sich ihm bei *Limax*, *Arion*, *Vitrina*, *Succinea* Zellen ein mit vorspringender freier Fläche und Vacuolen im Innern. Von ihnen wies Cuénot durch Injektion einer peptonischen Lösung von saurem Fuchsin nach, daß ihnen eine excretorische Wirkung zukommt.

Der Ausführungsgang ist in verschiedener Mächtigkeit von Bindegewebe und Muskelfasern überzogen, zwischen denen sich die eigentlichen Excretzellen herandrängen. Dies sind große Zellen, die den Schleimdrüsen der Haut gleichen dürften. Sie enthalten ein Plasmanetz und in den Vacuolen die gleichen Körperchen, die wir durch Leydig aus der Haut kennen lernten, optisch inaktiv, rundlich, bei *Limax* unregelmäßig polyedrisch. Sie fehlen während der Ruhezustände, die die Schnecke durchmacht. Zuerst entstehen sie in einer rundlichen Zelle. Zur Entleerung schickt diese einen mehr oder weniger langen Hals vor, der genau in die Rinne zwischen den Längswülsten mündet. Er drängt sich zwischen den Epithelzellen so durch, daß sie, mit ihren Oberflächenrändern zusammentreffend, zunächst sanduhrförmig und schließlich unten zugespitzt werden. Brock zeichnet die Lücken sehr verschiedengestaltig. Nach der Entleerung wird der Hals eingezogen; in dem kleinen Zellenrest verliert der Kern sein Chromatingerüst und seinen Nucleolus, er wird homogen. Es scheint aber, daß die Zelle sich erholen und mehrmals secernieren kann, denn man findet nur wenig entleerte Kerne von Drüsenzellen im Schleim; auch müßten dann die Ersatzzellen, zumal nach dem Erwachen im Frühjahr, mit dem neuen Lebensimpuls häufiger sein. André kommt mit Brock zu dem Schluß, daß der Ersatz von gewöhnlichen kleinen Bindegewebszellen ausgeht, wie wir oben von den Schleimdrüsen der Haut annahmen; zunächst ver-

größert sich in ihnen der Kern, nachher nimmt auch das Cytoplasma zu, wird reticulär usf.

Die Zellen der erwähnten oberen Drüsenmassen am Anfange des Ausführungsganges unterscheiden sich zwar während des aktiven Zustandes der Schnecke kaum von den eigentlichen Fußdrüsenzellen, zeigen aber im übrigen merkliche Verschiedenheiten. Sie nehmen verschiedene Farbstoffe lebhafter auf, ihre Hälse und ihre Struktur bleiben auch während der Ruhezustände erhalten, womit es wohl zusammenhängt, daß sie die Epithelien beim Durchbruch weniger deformieren.

Eine dritte Sorte bilden die Drüsenzellen mit je einer Vacuole. Sie kommen nicht allen Schnecken zu, bleiben immer spärlich und liegen mehr im vorderen Abschnitt der Fußdrüse an den Seiten des Ausführganges. Sie durchbrechen diese und die Decke.

Woher der phosphorsaure und kohlensaure Kalk stammt, der sich im Schleim der Fußdrüse nachweisen läßt, hat André nicht weiter untersucht.

Fußdrüsen von Raublungenschnecken.

Für die Fußdrüse von *Testacella* lauten die Beschreibungen, auch wenn man von den Ungenauigkeiten Lacaze-Duthiers' absieht, wesentlich verschieden. Plate (954) unterscheidet drei Abschnitte, von denen der erste und letzte in der Medianlinie verharren sollen, während der mittlere die Windungen in der Leibeshöhle beschreibt. Wichtiger ist die Differenz in der Histologie. Nach André verläuft der Ausführgang in der ganzen Länge durch die Mitte der Drüse, d. h. die Secretzellen schließen sich ihm von allen Seiten an. Die wimpernden Bodenwülste fehlen; nur im hinteren Abschnitt springt einseitig eine dicke Falte vor, welche das Lumen stark verengert. Es findet sich nur eine Art von Drüsenzellen, die typische, vor, und auch diese in schwächerer Energie und histologischer Sonderung; ebenso fehlen dem Epithel die Deformierungen durch die Drüsenhälse. Die Erneuerung der Drüsenzellen geht auch hier von Bindegewebselementen aus, und zwar von den spärlichen Bändern und Strängen, welche die Drüse an den Boden der Leibeshöhle heften. Plates Darstellung weicht nun im wesentlichen darin ab, daß er dem Ausführgang das übliche Wimperepithel ausdrücklich zuschreibt; außerdem soll der Wulst, der im hinteren Abschnitt von der Decke hereinhängt, neben Bindegewebe noch besondere runde Drüsenzellen einschließen. *Paryphanta* hat nach Beutler (684) eine ähnliche Gliederung des freien Drüsenschlauches; in den vorderen Teilen liegen die Secretzellen zu beiden Seiten, im hinteren greifen sie auch auf der Oberseite herum, während sich von unten ein kräftiger Wulst in das Lumen erhebt, mit längsgefalteter Oberfläche. Sucht man nach einem strengeren Vergleich mit *Testacella*, dann müßte man wohl annehmen, daß der hintere Abschnitt sich um seine Längsachse gedreht, d. h. Bauch- und Rückenfläche vertauscht habe. Doch ist eine derartig eindringliche Homologisierung schwerlich am Platze.

C) Soleoliferen.

Wiewohl hier die Fußdrüse kurz bleibt und kaum ein Drittel der Körperlänge erreicht, ist doch ihre Ausbildung wechselnd genug.

Oncidiiden.

Unter den Oncidiiden ist das Organ nur bei *Oncis montana* ganz in den Fuß eingelassen. Sonst ist es höchstens von einer dünnen Muskelschicht bedeckt, die es emporwölbt, oder bricht als flacher Sack von dreieckiger oder rundlicher Gestalt nach der Leibeshöhle durch.

Schwerer als diese Verschiedenheiten wiegen die Abweichungen im inneren Aufbau. Es kommen zwei ganz verschiedene Typen vor, die eigentlich nur schwer aufeinander zu beziehen sind, nämlich:

α) Bei *Oncidiella* haben wir einen Ausführgang mit einigen schwachen Längsfalten, mit Wimperepithel ausgekleidet. Um ihn gruppieren sich die flaschenförmigen Drüsenzellen, die, wie v. Wissel zeigte (1054), durch Bindegewebe in einzelne Pakete gesondert werden (Textfig. 42 *G*);

β) der zweite Typus findet sich nach Plate bei *Oncis* und *Oncidium* (955). Hier besteht die Drüse aus einem geschlossenen Sack mit zahlreichen, engstehenden Falten, die quer verlaufen und durch Leisten untereinander verbunden sind, so daß ein ähnliches Wabenwerk entsteht wie in der Niere. Ein centraler Kanal durchzieht die Drüse und empfängt durch reichliche Poren das zwischen den Falten erzeugte Secret. Falten und Kanal werden überall von einem niedrigen Epithel ausgekleidet, welches selbst als Drüsenepithel die Abscheidung übernimmt. Die großen einzelligen Drüsenzellen fehlen völlig in der eigentlichen Drüse, nur dem Ausführungsgange sitzen sie vereinzelt an.

Der Unterschied zwischen den beiden Typen der Oncidiidenfußdrüse ist außerordentlich stark; in dem ersten Fall entstammen, wie bei allen vorhergehenden Drüsen, die secernierenden Elemente allein dem Mesoderm, im zweiten dem Ectoderm, das Epithel selbst übernimmt die Abscheidung.

Vaginuliden.

Bei den Vaginuliden ist die Mündung der Fußdrüse nicht immer die einfache übliche Querspalte, sondern es bildet sich bei *Vaginula Hedleyi* eine Lippe heraus, die sich wohl zu einem Kegel zuspitzt, der gelegentlich hervorgestreckt und nach rechts und links bewegt werden kann. So fand ich es wenigstens bei der einen Species (1013). Die Drüse selbst liegt frei in der Leibeshöhle, bald mit einigen Knicken, doch im ganzen nach hinten gerichtet, bald so zusammengebogen, daß das Hinterende neben den Anfang kommt, dicht unter dem Schlundring, wo es durch einen Zweig der Fußarterie versorgt und festgehalten wird (Textfig. 42 *F*). Die Schlingenbildung kann noch weiter gehen bis zu drei Schenkeln. In letzteren Fällen hat der Drüsenschlauch ein gleichmäßiges Aussehen, vorn am Eingang beginnt der Drüsenbelag zu beiden Seiten, allmählich schließt er sich ringsum. Ganz

anders bei *Vaginula Hedleyi*, wo sich von dem bräunlichen Wandbelag eine mittlere, oben schneeweiße Masse in ganzer Länge abhebt (Textfig. 42 *E*). Der Innenraum ist eine ovale Querspalte, am Dach mit einer Längsrinne mit wimperndem Cylinderepithel. Der weiße Teil besteht aus größeren, mehr vereinzelten Drüsenzellen, der übrige Belag aus etwas kleineren, dichteren, stärker färbbaren. Der Schleim im Hohlraum ist ein gleichmäßiges Doppelband, durch die Rinne getrennt.

Es wird schwer sein, diesen Typus, vom allgemeinen Umriß des Schlauchs abgesehen, auf die übrigen Bildungen zu beziehen. Die Größe der Zellen und die Lage der Flimmerrinne scheinen vertauscht.

Bei *Vaginula Gayi* findet sich nach Keller zunächst dieselbe Differenzierung (957), wobei sich die ventralen Zellen von den dorsalen scharf durch ihr Verhalten gegen Tinktionsmittel unterscheiden. Die ventralen gehen vorn ohne Unterbrechung unmittelbar in die Schleimzellen der Sohle über. Dazu kommt aber hier noch ein drittes Element. Am Hinterende befindet sich dorsal vom Gange ein rundliches Gebilde, das sich aus einer Anzahl gewundener Tubuli zusammensetzt, die, mehrfach verzweigt, sich alle einzeln in das Lumen des Fußdrüsenganges öffnen. Sie werden durch Bindegewebe zusammengehalten. Die Schläuche sind mit einer einfachen Schicht kleiner Cylinderzellen ausgekleidet. Die Kerne sind basalständig, das freie Ende bildet einen dunkleren Saum. Sie scheiden farblose Kügelchen ab.

Es liegt nahe, in dem Endorgan von *Schizoglossa* (s. o.) eine ähnliche Struktur zu vermuten.

Atopos zeigt einen ähnlichen Schlauch (Textfig. 42 *D*), bald geknickt, bald umgebogen, frei in der Leibeshöhle, mit starker Differenzierung im Innern. Über dem Vorderende des dünnen Ausführgangs liegt eine dichte Drüsenmasse, deren Hälse in dichten Strängen in die Decke ausmünden (IX, 9). Durch Muskeln heftet sich die Masse beiderseits am inneren Sohlenrande an, so eine Art Septum bildend. Der Ausführgang hat vorn unten Platten-, oben Cylinderepithel, dort, wo die oberen Drüsenmassen sich ansetzen, nur das letztere; weiter hinten in der eigentlichen Drüse bekommt er ein rundliches Lumen, hat unten eine Rinne von Cylinderepithel, oben einen mehrschichtigen Wulst, die Seitenwände tragen Plattenepithel; ringsum gruppieren sich die großen Secretzellen.

Somit schließt sich *Atopos* unter den Soleoliferen den Stylommatophoren am nächsten an, trotz einiger Verschiedenheit, namentlich in den oberen vorderen Massen. Die übrigen haben zwar den Schlauch von ähnlicher Form, gestalten ihn aber histologisch in verschiedenen Richtungen selbständig aus.

Bedeutung der Fußdrüse.

Die früher schon von Leidy aufgestellte Ansicht, welche in der Fußdrüse ein Sinneswerkzeug. und zwar ein Geruchsorgan erblicken will, wurde später von Sochaczewer erneuert (1026) und auch von Hanitzsch an-

genommen (816). Doch darf sie als überwunden gelten. Daß von den Pedalganglien Nerven herantreten, hat keine Beweiskraft, da sie ebensogut für die Drüse dienen können; die vermeintlichen Sinneszellen aber sind nichts anderes als das durch die sich herandrängenden Hälse der Drüsenzellen deformierte Epithel des Ausführgangs. Hanitzsch allerdings zeichnet in den Drüsenwülsten Sinneszellen, die mit freier Spitze hervorragen. Sie wurden von keinem anderen Beobachter gesehen und sind nichts anderes als die Intercellularräume im Epithel, durch welche die Schleimdrüsen ihre Hälse schicken. Was er als Ganglienzellen deutet, sind nach Brocks trefflichen Figuren sicher plasmatische Bindegewebszellen.

Somit behält das Organ den reinen Drüsencharakter, und die Aufgabe ist zweifellos, den Weg schlüpfrig zu machen. Im allgemeinen entsprechen die eigentlichen Drüsenzellen den Schleimzellen der Haut bis in die Einzelheiten. Nur macht jene Oncidiidengruppe β (s. o.) eine Ausnahme, indem sie von einer ganz anderen, allerdings auch sonst den Soleoliferen vertrauten Grundlage ausgeht (s. u.). Bei den übrigen kommt vielleicht überall, wo man genauer zusieht, neben der gewöhnlichen Schleimproduktion noch mindestens ein zweites Secret in Frage, das von den Drüsenmassen an der Decke über dem Eingange gebildet wird. Bei manchen *Vaginula* nehmen sie die ganze Decke ein, bei *Atopos* ziehen sie sich, in besonderer Ausbildung, auf den Eingang zurück, ähnlich bei unseren Heliciden, während sie bei den Janelliden in Gestalt zweier weißer Follikel hervortreten. Die systematische Verschiedenheit aller dieser Formen deutet doch wohl auf die große Verbreitung und Wichtigkeit auch dieses zweiten Secretes. Für näheres Urteil fehlt bisher jede Voraussetzung, so gut wie bei den Tubuli von *Vaginula Gayi.*

Die Entleerung der Fußdrüse.

Für die Ausleitung des Schleims kommt ein doppelter Mechanismus in Frage, allgemein die Wimperung, bei den in den Fuß eingelassenen Drüsen aber deren locomotorische Wellen, die, von hinten nach vorn gleitend, die Entleerung nebenbei in der praktischsten Form mit besorgen. In jedem Falle muß wohl die Beeinflussung durch das Nervensystem beansprucht werden, da sonst in der Ruhe der Schleim unausgesetzt abfließen und sich vor dem Fuße sammeln müßte.

Am unsichersten bleibt der Entleerungsmodus bei *Testacella*, bei der die Cilien zurücktreten. Hier könnte wohl nur die Secretion selbst ein Vorschieben nach vorn bewirken. Da ist aber zu bemerken, daß wohl kaum ein Pulmonat so wenig sich über der Erde bewegt, wie diese Raubschnecke, die meist in Regenwurmlöchern und Erdspalten kriecht, wo dann die Sohle mit ihren Wellen weniger in regelrechten Betrieb kommen dürfte, als der übrige Hautmuskelschlauch.

4. Die Schlauchdrüsen der Janelliden.

Plate fand bei *Janella* (959), Pfeiffer bei *Triboniophorus**) schlauchförmige Drüsen in der Mantelgegend. Sie münden bei *Janella* frei in eine Vertiefung am vordersten Ende des Mantelfeldes, bei *Triboniophorus* in die Wand des Atemganges, bei letzterem in sehr großer Zahl. Bei *Janella* sind es etwa ein Dutzend Ausführgänge, denen unten eine Anzahl Drüsenschläuche ansitzen. Sie sind von einem annähernd kubischen Epithel ausgekleidet, das selbst die Secretion übernimmt. Das Secret erscheint als flockige Masse. Das Epithel wird in den Ausführgängen höher, um sich an der Öffnung wieder abzuflachen und ins gewöhnliche Körperepithel überzugehen.

Bei *Aneitella Berghi* liegen die Verhältnisse nach Plate eigentümlich. Nur zwei oder drei lange Drüsenschläuche münden dort aus, wo der Atemgang in die Renoanalrinne des Rückens übergeht. In ihrer Umgebung liegen in der Tiefe der Haut zahlreiche geschlossene Bläschen, die z. T. miteinander kommunizieren. Sie enthalten dasselbe Epithel und dasselbe Secret wie die Schläuche; nur ausnahmsweise kam ein derbes Concrement vor, das Kalk zu sein schien. Es liegt die doppelte Möglichkeit vor, daß sich entweder die Bläschen nachträglich mit dem Hauptgange verbinden, oder daß sie rudimentäre Gebilde sind. Plate entscheidet sich für die letztere Annahme.

Bei *Aneitella virgata* sah Glamann die Schläuche in geringerer Anzahl in den Atemgang münden, ohne daß abgeschlossene Bläschen vorkämen**). *Aneitea* hat nach ihm Schlauchdrüsen, die um den Atemgang gruppiert sind, aber von hinten nach vorn an ihm vorbeiziehen und davor münden.

Die Gebilde mögen zunächst eigenartig und rätselhaft erscheinen, ohne Gegenstück bei den übrigen Pulmonaten. Dennoch dürfte es am Mantelrande unserer gemeinen Heliciden nicht an der Parallele fehlen (s. u.). Schon die Krypten der Hyalinen (s. o.) können wohl zum Vergleich herangezogen werden. Histologisch fügen sie sich den reinen drüsigen Epithelien an, ohne Hinzutritt mesodermaler Elemente.

Der Abschluß der einzelnen Blindsäcke, den Plate fand, erklärt sich ohne weiteres aus der Neigung des Mantels der Janelliden zu solcher Bildung. Sie spricht sich ebenso in dem pallialen Sinnesbläschen aus, wie in dem Zerfall der Schalentasche und dem Abschluß einzelner Kalkfragmente (s. o., S. 116). In dem einmal deformierten Mantel überwiegt die Wucherung der Haut nach innen (vgl. auch u. unter Lunge).

5. Die vielzelligen Hautdrüsen der Soleoliferen.

Während das Notum von *Atopos* s. *Rathouisia* überall eine reiche Entwicklung gewöhnlicher Schleimdrüsen zeigt, finden sich bei den Vaginuliden und Oncidiiden kompliziertere Drüsen, die von verschiedenen Forschern untersucht wurden. Es sind etwa Semper, Plate, v. Wissel, Joyeux-

---

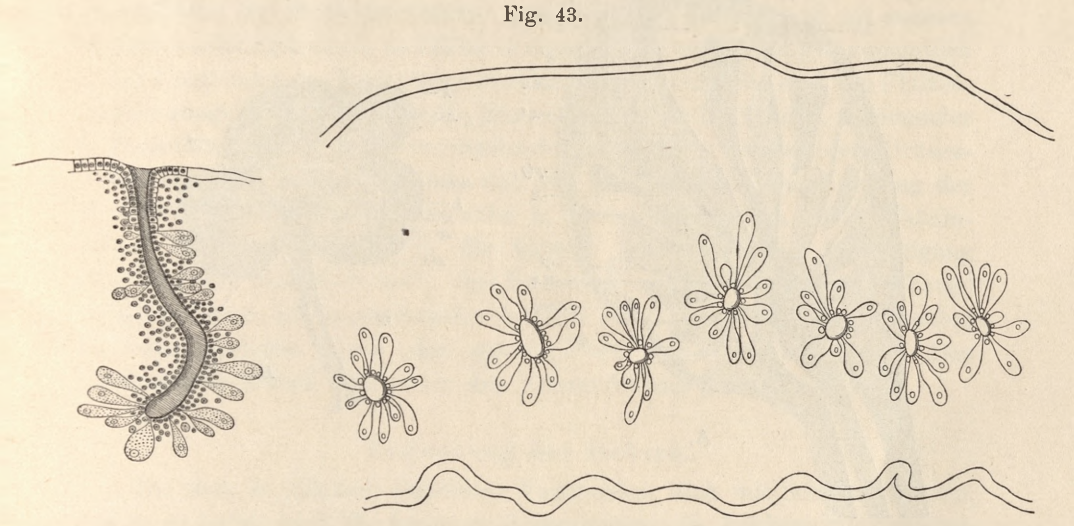
*) W. Pfeiffer, Die Gattung *Triboniophorus*. Zool. Jahrb. Anat. XIII. 1900.

**) G. Glamann, Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntnis der Tracheopulmonaten. Zool. Jahrb. Anat. XVII. 1903.

Laffuie, Simroth, Sarasins zu nennen. Bei den Vaginuliden sind sie über den ganzen Rücken zerstreut, bei den Oncidiiden beschränken sie sich entweder auf das Perinotum oder liegen auch am Hyponotum. Die höchste Differenzierung erreichen sie am Perinotum, und bei *Vaginula djiloloensis* zeigen Sarasins, daß in der Entwicklung zunächst die Mantelranddrüsen ausgebildet werden (1646). Daher dürfte von ihnen auszugehen sein.

Die Drüsen sind in regelrechten Abständen am Perinotum verteilt (Textfig. 43). Beim Embryo bestehen sie aus einer tiefen, engen, unten erweiterten, mit gewöhnlichem kubischen Epithel ausgekleideten Einsenkung.

Fig. 43.



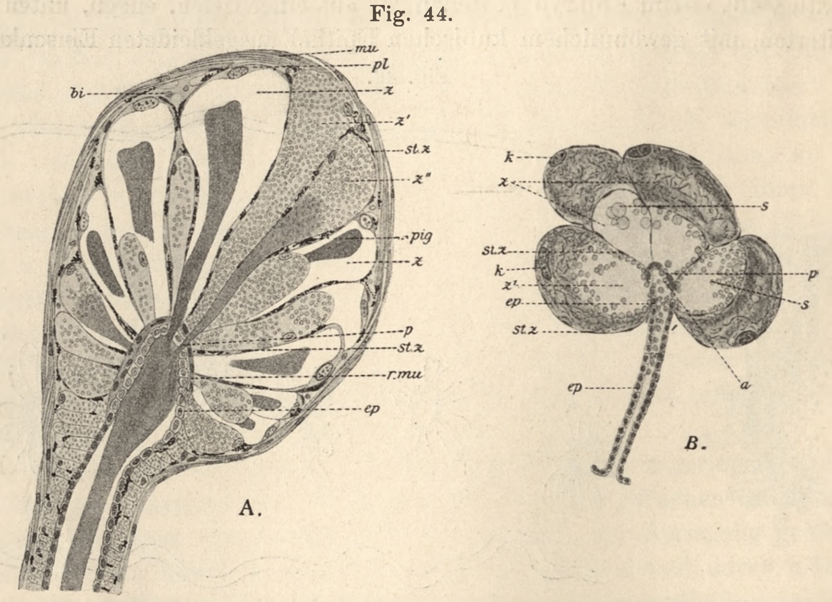
Längsschnitt durch das Perinotum eines Embryos von *Vaginula boviceps* mit den Randdrüsen. Links eine Randdrüse im Längsschnitt. Nach Sarasins.

In den Kanal münden rings die typischen Schleimdrüsen von „Phiolenform“, wie sich Sarasins ausdrücken. Die Drüsenzellen sind von verschiedener Länge, entsprechen also ganz dem gewohnten Bilde aus der Haut.

Für *Oncidiella celtica* beschreibt Joyeux-Laffuie die entsprechenden Drüsen, genauer v. Wissel (1054) für andere Arten. Etwa 20 bis 30 dieser Drüsensäcke, meist schon äußerlich durch papilläre Vorsprünge oder abweichende hellere Pigmentierung gekennzeichnet, liegen rings am Perinotum. Der Ausführgang ist ähnlich (Textfig. 44 *A*); von allen Seiten münden die Drüsenzellen so ein, daß sie nach der Tiefe an Höhe zunehmen, wodurch die Gestalt einer gestielten Beere herauskommt. Sie ist rings durch eine dünne Muskellage begrenzt und abgeschlossen. Die Stützzellen, die v. Wissel zwischen den langen Drüsenzellen meldet, sind wohl auf Bindegewebselemente zurückzuführen. Die Zellen führen zweierlei Secret, entweder ein homogenes Gerinnsel oder zahlreiche runde Tröpfchen oder Kugeln. Da aber beide Secrete in einer Zelle vorkommen, so sind sie wohl nur der Ausdruck eines zeitlich verschiedenen Zustandes, zumal sich im Gange nur die homogene Masse findet.

Am Hyponotum von *Oncidiella* liegen ähnliche Drüsen ganz vereinzelt, jederseits ein Paar (Textfig. 44 *B*). Sie haben die Form der Beere noch schärfer angenommen, da die Secretzellen nur in den Grund des gleichmäßig engen Ganges münden. Daß sich die einzelnen Drüsenzellen, die nur das Tropfensecret liefern, frei in das umgebende Gewebe vordrängen, liegt doch nur in dem Mangel der umschließenden Muskelhülle und kann schwerlich dazu berechtigen, die Zellen aus dem Bindegewebe abzuleiten, die der

Fig. 44.



Oncidiella juan-fermandeziana. *A* Längsschnitt durch eine Giftdrüse, *B* durch eine Schleimdrüse. *a* Ausführgang. *bi* Bindegewebe. *ep* Epithel. *k* Zellkern. *mu* Muscularis. *pig* Pigment. *pl* Plasma. *r.mu* Sphinkter. *s* Secret. *st.z* Stützzelle. *z*, *z'*, *z"* Drüsenzellen in verschiedenen Stadien der Secretion. Nach von Wissel.

Manteldrüsen dagegen aus dem Epithel, wie v. Wissel will. Sie sind wohl beide mesodermaler Natur.

Die erwachsenen *Vaginula* haben den ganzen Rücken mit Drüsen bedeckt in dichtem Gedränge. Das Bild der einzelnen Drüse etwa von *V. Leydigi* gleicht dem der Manteldrüsen von *Oncidium* (1013). Doch fand ich nur ein Secret. Die Drüsenzellen reichen bis unter das Epithel. Der Ausführgang kann als offener Becher weit klaffen, oder seine Mündung wird verschlossen. Die Drüsen haben alle die gleiche Form, aber etwas verschiedene Größe und Einsenkung.

Doch haben wir die entsprechenden Fälle, wo eine Reihe von Hauptdrüsen im Perinotum verteilt ist. So beschrieben es Sarasins von der erwachsenen *V. djiloloensis* und *V. boviceps* (1646). Bei letzterer wird es namentlich deutlich beim Embryo, wo noch die einzelnen Drüsenzellen in die Cutis frei hineinragen (Textfig. 43).

Bei der chilenischen *V. Gayi* fand Plate zweierlei Drüsen (957): erstens

sehr zahlreiche, kleine Epitheleinsenkungen, die namentlich am Hyponotum sehr dicht stehen, aber auch sonst überall am Rücken vorkommen; ihnen sitzen am Grunde einige einzellige Drüsen an. Zweitens in der Ebene des Perinotums oder auch etwas über dieser sehr lange, wagerecht verlaufende, schmale Epitheleinstülpungen, die mehr als die Hälfte der Dicke der Haut durchsetzen und zuweilen am Grunde in zwei kurze Blindschläuche sich gabeln. In diesen Fundus ergießen zahlreiche, einzellige Drüsen ihr Secret.

Bei der australischen *Vaginula Hedleyi* sah ich lange Kanäle von gleichmäßigem Lumen — ich nannte sie Schleimkanäle — vereinzelt die ganze Dicke der Haut durchziehn, nach oben sich gabelnd und mit anderen Gängen kommunizierend, so daß sie in einer Anzahl von Öffnungen namentlich in der Umgebung des Perinotums durchbrechen (1013). Sie sind von Plattenepithel ausgekleidet. Ob alle die Einsenkungen, die hier liegen, miteinander in Beziehung treten, blieb unentschieden. Besonders ausgebildete Drüsenzellen sah ich nicht, was ich mit der gleichmäßigen Durchsetzung der Haut mit schleimigem Bindegewebe in Beziehung brachte. Die Schleimzellen sollen sich direkt in die Kanäle entleeren. Die Berechtigung Plates (957) und Kellers*), die Kommunikationen der Gänge in Frage zu ziehen, kann ich angesichts der Schnitte nicht gelten lassen, da ich selbst an einer anderen Form den gewöhnlichen Bau festgelegt habe. Das histologische Detail mag unter der Konservierung gelitten haben.

Bedeutung der Drüsen.

Da man in Alkohol abgetötete Vaginuliden dick mit Schleim bedeckt findet, so haben wohl die flacheren Einsenkungen des Rückens als Schleimdrüsen zu gelten. Ebenso faßt v. Wissel die Drüsen am Hyponotum von *Oncidiella* auf. Die tieferen Drüsenschläuche haben wohl auch physiologisch funktionell sich differenziert. Semper betrachtete die Mantelranddrüsen der Oncidien als eine Art von Wehrdrüsen, welche ihr Secret in Gestalt fester Körner den verfolgenden Fischen, *Periophthalmus* und *Boleophthalmus*, als Schreckmittel entgegenschleudern sollten. Jetzt werden sie zumeist als Giftdrüsen bezeichnet, und ebenso deutet Plate die tiefen Drüsen von *Vaginula Gayi* (957). Er überzeugte sich von dem brennenden Geschmack ihres Hautsecrets. Die glänzend schwarze Farbe der Schnecke hätte dann als Warn- oder Ekelfarbe zu gelten. Nur meint Keller, daß man in der Funktion die Randdrüsen von den übrigen nicht trennen könne (l. c.).

6. Die Drüse im vorderen Fühler von *Vaginula* (IX, 12, 13).

Im unteren Tentakel von *Vaginula*, den Sarasins dem Lippensegel der übrigen Pulmonaten homolog setzen (1646), fand ich eine Drüse von ähnlichem oder gleichem Bau, wie jene Fußdrüse der Oncidien, die ich oben unter β) nach Plates Beschreibung aufgeführt habe (1013). Derselbe ab-

*) W. Keller, Die Anatomie von *Vaginula gayi* Fischer. Zool. Jahrb. Supplem. V. Bd. II. 1902.

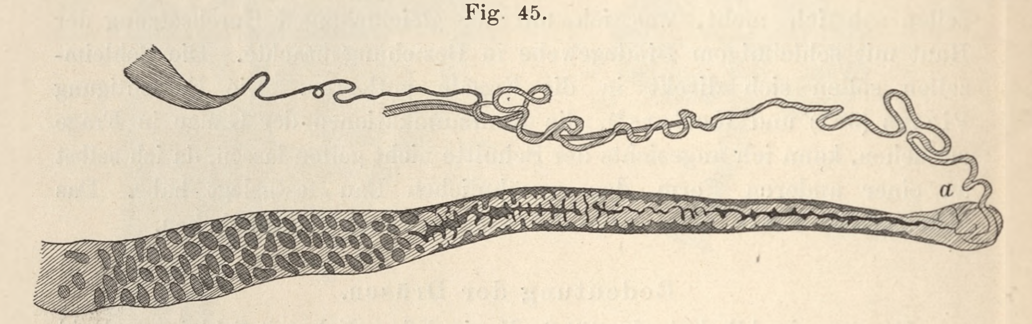
geschlossene Sack mit vorspringenden Lamellen, die untereinander verschmelzen. Dadurch entsteht ein System von Röhren, die ein gleichmäßiges, niedriges Cylinderepithel mit basalen Kernen tragen. Die Zellen haben als Secretzellen zu gelten. Die Drüse steht im Dienste der Sinneswahrnehmungen (s. u.).

7. Die Simrothschen Drüsen von *Atopos* (Textfig. 42 *D*).

Babors Annahme, die Organe, die ich bei *Atopos* auffand, und die dann von Sarasins an frischem Material gründlicher untersucht und mit meinem Namen belegt wurden, möchten als ein Homologon des Semperschen Organs aufzufassen sein, läßt mich die auffallenden Bildungen unter die Hautdrüsen einreihen.

Die linke Drüse mündet frei neben dem Munde, die rechte mit dem Penis zusammen. Die Ausbildung scheint sich einigermaßen abzustufen.

Fig. 45.



Simrothsche Drüse von *Atopos Semperi*. Die Drüse selbst (*dr*) ist abgeschnitten Bei *a* geht der gerade Ausführgang in den engen über. Nach Simroth.

Arten von Sumatra haben die Gänge kürzer und den Drüsenkörper weniger scharf abgesetzt, als die von Amboina, die ich untersuchte. Hier beginnen die Ausführgänge ziemlich weit und ziehen sich so neben der Fußdrüse hin (Textfig. 45); proximalwärts verengern sie sich zuerst mäßig und dann plötzlich sehr stark, und dieser feine Abschnitt ist sehr lang und vielfach geschlängelt; auch sitzt ihm ein Muskel an, der eine gewisse Ausstülpung zu ermöglichen scheint. Schließlich folgt die weiße Drüse, wie ein Uhrgewicht an seinem Faden. Der erweiterte Endteil, mit plötzlicher Anschwellung beginnend, hat bei engem Lumen ein gekräuseltes Epithel, das nachher in Papillen zerfällt, die schließlich drüsig zu werden scheinen. Außen trägt der Gang eine kräftige Ringmuskulatur. Die wurstförmige Enddrüse trägt nach Sarasins innen ein drüsiges Epithel und darum eine außerordentlich starke Schicht von Ringmuskeln; auf sie folgt eine dichte Lage anderer, schmaler Drüsenzellen, die ihre Gänge quer durch die ganze Muskellage in den Kanal senden. „Der starke Muskelcylinder läßt einen Spritzapparat vermuten.“

Die Bedeutung ist unsicher. Lage und Form erinnern am meisten an die Spinndrüsen von *Peripatus,* und es wäre denkbar, daß die Schnecke

ihre Beute mittels Schleimfäden in ihre Gewalt bringt. Auffallend genug bleibt es, daß die hinterindischen Malaien die Schnecke und den *Peripatus* für gleichgiftig halten und beide gebrauchen, um die Spitzen der Hörner ihrer Kampfstiere zu bestreichen und sie damit nach ihrer Meinung um so gefährlicher zu machen.

So isoliert mir anfangs die Bildung zu stehen schien, ich glaube jetzt eine doppelte morphologische Anknüpfung zu finden. Ihre Homologa dürften sein 1. das vordere Paar sogen. Speicheldrüsen bei einer Anzahl von Vorderkiemern, *Janthina* u. a., das neuerdings von Tesch auch bei *Atlanta* nachgewiesen wurde und als Lippendrüse im Dienste der Nahrungsaufnahme steht, und das vielleicht im Semperschen Organ wurzelt, und 2. durch Funktionswechsel der Pfeilsack mit dem Liebespfeil (s. u.).

Rückblick.

Der Überblick ergibt somit zwei Kategorien von vielzelligen Drüsen, rein epitheliale Einsenkungen, bei denen das Epithel im Zusammenhange Secret liefert nach Art einer nicht erhärtenden, losgelösten Cuticula, und Schläuche, bei denen die secernierenden Zellen aus dem Mesoderm stammen.

Die rein epithelialen Einsenkungen dürften sein:

die Schlauchdrüsen am Mantel der Janelliden,
die Tentakeldrüsen von *Vaginula* und
die eine Fußdrüsenform der Oncidiiden.

Alle übrigen könnte man als mesodermale Drüsen bezeichnen. Äußerlich macht die schärfere Umgrenzung der Drüse keinen Unterschied; denn wenn auch die erste Kategorie der epithelialen Einsenkungen immer scharf umschlossen erscheint, so kommt ähnlicher Abschluß doch auch bei den komplizierten Mesodermdrüsen vor, wie die Giftdrüsen der Oncidien, die Simrothschen Drüsen von *Atopos* und die freien Fußdrüsenschläuche in der Leibeshöhle beweisen. Daß auch sonst trotz der scharfen histologischen Gegenüberstellung der Unterschied kein prinzipieller ist, zeigen wohl die Fußdrüsen der Oncidiiden, bei denen beide Kategorien vorkommen.

Nach welchem Typus die tiefe Manteldrüse, die oben von *Auricula* und von der Helicidengruppe der Murellen gemeldet wurde, gebaut ist, steht noch dahin.

d) Das Bindegewebe.

Die Haut oder der Hautmuskelschlauch ist von wechselnder Stärke; diese ist teils und in erster Linie auf Rechnung des Bindegewebes zu setzen, teils wird sie durch die verschiedene Menge der Muskelfasern bewirkt, die in sie eingewebt sind. Das mag bei der Muskulatur erörtert werden. Wo sie zurücktreten, erhalten wir eine reticuläre Bindegewebsschicht. Selbstverständlich kommen noch Gefäße und Nerven dazu. Von den Bindegewebselementen gilt im allgemeinen dasselbe, wie von denen der

Prosobranchien, auf die hiermit verwiesen werden kann. Die Grundlage bildet wohl eine protoplasmatische Zelle, jenes Element, aus dem die Schleimdrüsen sich rekrutieren. Wenn sie eine Membran um sich abscheidet, die noch dazu durch Vacuolenbildung vom Cytoplasma abgehoben wird, dann entstehen jene Blasen, die als Leydigsche Zellen oder Langersche Blasen bekannt sind. Wo die Vacuolen zurücktreten, haben wir wohl eine Zellform, die zu Verwechslungen mit Ganglienzellen Veranlassung gegeben hat, so daß selbst ein so gewiegter Histologe, wie Flemming, beim *Helix*-Fühler die Entscheidung nicht treffen konnte. Die Blasen können aber wohl auch auf andere Weise zustande kommen. Die protoplasmatischen Zellen hängen vielfach untereinander zusammen. Durch Schwund des Zellkörpers wird daraus ein Netzwerk von Fasern und Lamellen, dessen Natur an den geschrumpften Kernen erkannt wird. Auch sie können, wenn sie eine protoplasmatische Zelle umschließen, das Bild einer Blasenzelle vortäuschen. Diese protoplasmatischen Zellnetze nun sind die Bildungs- und Ablagerungsstätten der allerverschiedensten Substanzen, die beim Haushalt abfallen und vielfach weitere Verwendung finden. Alle die Drüsen, die oben als mesodermale bezeichnet wurden, legen Zeugnis davon ab. Wir haben Kalk, Pigment, Schleim mit geformten Elementen und ohne solche, Duftstoffe u. dgl. Die Wände der Gefäße sind nach Creighton reich an Glykogen, das wohl den ersten Anfang der Schleimbildung darstellt (s. u. Kreislauf). Dazu kommen aber neben den Pigmenten und mit ihnen zu einer Gruppe gehörig wahrscheinlich noch allerlei andere Ablagerungen. Ich glaube mit Bestimmtheit hier und da im Bindegewebe der Vaginuliden Concretionen gesehen zu haben, die den Nierenconcrementen glichen, wenn auch Plate Zweifel ausgesprochen hat. Collinge fand dieselben Gebilde. Noch mehr erinnert an Verbindungen der Harnsäuregruppe die dicke, kreidige Ablagerung in der Haut afrikanischer Urocycliden, bei manchen *Dendrolimax* direkt unter dem Epithel, mit dem Pigment abwechselnd, bei *Urocyclus*-Arten mehr in der Tiefe, dem Hauptsinus entlang und sonst zerstreut, doch bisweilen auch oberflächlich das ganze Tier weiß färbend. Die einzelnen Flecke bestehen aus feinen Körnchen. In einem Falle, bei *Parmacella,* fand ich selbst Ablagerungen, die ich nur als Conchin deuten konnte. Einige Einzelheiten erfordern wenigstens besondere Aufmerksamkeit.

1. Kalk und Pigment.

Es war ein glücklicher Griff von Leydig, die Kalk- und Pigmentdrüsen in eine Kategorie zusammenzustellen. Denn so wenig an und für sich ein physiologischer Zusammenhang zwischen dem Calciumcarbonat und den Farbstoffen ersichtlich ist, so leicht können sie sich gegenseitig vertreten, allerdings, soviel ich weiß, nicht in einem und demselben Genus. *Arion*- und *Limax*-Arten sondern bunten Schleim, die Ackerschnecken dagegen kalkig-weißen ab, wobei freilich *Limax* und *Agriolimax* phyletisch

einander nahe genug stehen. Die Verwandtschaft deutet um so mehr auf eine gemeinsame Wurzel beider Ausscheidungen.

Der Kalk.

Der Kalk findet sich zumeist in Form feinster Körner in dem plasmatischen Netzwerk, aus dem auch die Kalkdrüsen hervorgehen. Er kann sich aber ebenso in der kompakten Form mehr oder weniger regelmäßiger Kugeln ablagern, wie sie Semper von *Limnaea* (993) und Buchner (720) als konzentrisch geschichtet von *Planorbis* abbildet. Sie beschränken sich wohl auf die Basommatophoren und gelangen nicht zum Transport nach außen. —

Unter den Pigmenten dürften zwei Gruppen zu unterscheiden sein, das schwarze und die bunten, d. h. gelben und roten. Beide kommen zwar in denselben verzweigten Plasmazellen vor, zeigen aber doch wesentliche Differenzen. Die wichtigste ist die, daß der schwarze Farbstoff niemals als Excret nach außen befördert wird.

Der schwarze Farbstoff.

Das schwarze Pigment, dem wohl das blaue mancher Hyalinen und *Limax* zuzurechnen ist, lagert sich bald direkt unter dem Epithel ab, bei Styl- und Basommatophoren so gut wie bei Vaginuliden, als es in tieferen Schichten unmittelbar an der Leibeshöhle, wie an inneren Organen, an der Zwitterdrüse, am Herzen usw. auftreten kann. In feinen Körnchen erfüllt es die verästelten Zellen, deren Verzweigungen nicht selten zwischen die Epithelzellen sich einschieben, ohne aber nach außen durchzubrechen. Bei *Planorbis* bildet es, ähnlich wie der Kalk, in der Cutis kompakte Massen. Vogel und Reinhauer zogen es aus *Limax maximus* mit Salpetersäure aus und schlugen es dann mit Ammoniak nieder. Sie nannten die glänzende schwarze Masse Limatrin oder Schneckenschwarz. André hat den schwarzen Farbstoff, der sich bei den Limnäen teils in inneren Bindegewebsmembranen, teils in den flachen Epithelzellen unter der Schale findet, der chemischen Untersuchung unterzogen, wiewohl für eine Elementaranalyse aus 200 *L. stagnalis* nicht genug zu gewinnen war (662). Ohne alle einzelnen Reaktionen anzuführen, bemerke ich nur, daß das Pigment, das aus minimalen Körnchen besteht, isoliert wurde durch künstlichen Verdauungssaft, von dem es nicht angegriffen wird. Es ließ sich Eisen in ihm nachweisen. Aus dem chemischen Verhalten wie aus der Form war zu erschließen, daß es, bis auf weiteres, mit dem Melain, d. h. dem Secret des Tintenbeutels der Cephalopoden (nach Girod) identisch ist, aber nicht mit dem Melanin, welches in Stäbchenform auftritt. Wahrscheinlich stellt es ein aufgespeichertes Abfallprodukt des Körpers dar, ein Excret.

Entstehungsursachen des schwarzen Farbstoffs.

Es scheint, daß die Abscheidung vielfach direkt da statthat, wo es sich um besonders lebhaften Stoffwechsel handelt. So fehlt der

Farbstoff kaum jemals in den Tentakelretractoren der Stylommatophoren, bei denen ebenso das ganze Kopfende nach vorn gedunkelt zu sein pflegt, entsprechend dem nach vorn gesteigerten Blutdruck beim Ausstülpen. Nicht selten ist auch der Streifen der äußeren Haut, unter dem sich die Fühlermuskeln beim Tentakelspiel hin- und herbewegen, geschwärzt, bei manchen *Helicarion*-Arten u. a. Ebenso folgt der Farbstoff vielfach den Blutgefäßen, namentlich den großen Sinus in den Körperseiten bei den Nacktschnecken und damit auf dem Mantel rechts und links den Lungenflügeln, bei *Amalia* außerdem der hufeisenförmigen Mantelrinne. So entsteht bei *Limax* und *Arion* die Grundzeichnung, die ich als Stammbinde bezeichnete, und die ebensogut exotischen Urocycliden zukommt. Bei *Limax* entwickelt sich daraus mancherlei weitere Zeichnung; indem sich das Pigment aus der Umgebung immer stärker konzentriert, wird diese zu zwei helleren Grenzstreifen. Fortschreitende Pigmentkonzentration führt dann wohl zu einer scharfen inneren und einer weniger genau umgrenzten äußeren Binde (s. o.), innerhalb der Binden aber zur Lockerung des Zusammenhanges und zur Auflösung in einzelne Flecken. Und doch kommen gleich wieder Ausnahmen vor. So sind die Jungen des *Limax arborum* nur dadurch von denen des *Limax maximus* zu unterscheiden, daß an Stelle der Stammbinde die Zeichnung gleich mit der inneren Binde einsetzt. Andererseits findet das Zeichnungsgesetz seine Bestätigung bei einer so abweichenden Gattung wie *Philomycus,* wiewohl sich hier der Vorgang lediglich auf dem Mantel selbst abspielt.

Wie die Stammbinde von den seitlichen venösen Sinus ausging, so bezeichnen diese bei denselben *Arion,* welche die Binde auf dem Rücken des Fußes haben, unter Umständen eine merkwürdige Grenze. Die Ablagerung kann von ihr aus nach unten fortschreiten bis zum Fußrande, während das Rückenfeld heller bleibt und nur in der Mitte dunkler abschattiert ist; es kann aber ebensogut der Rücken dunkel werden, während die Seiten hell bleiben, bei den *albolateralis*-Formen.

Wo das Leibesende einen Kiel trägt, bleibt es bei den Arten, die nicht schlechthin einfarbig sind, fast immer ungefärbt. Dieses Ausbleiben der Secretablagerung hängt wieder nur mit der mangelnden Energie des Stoffwechsels zusammen. Denn nur das Fehlen von Muskeln und Contractilität bedingt die Erscheinung, daß der Kiel sich beim kontrahierten Tiere in dichten Falten schlängelt.

Eigenartig ist der Einfluß des Stoffwechsels auf die Pigmentierung auch bei Narben und Regeneration, und zwar wieder in den Extremen, keinesfalls indifferent. Bei *Limax* und *Paralimax* pflegen Narben dunkel sich abzuheben, während umgekehrt das nach Autotomie regenerierte Schwanzende von *Prophysaon* zunächst farblos bleibt.

Es scheint, daß für die Ablagerung des schwarzen Farbstoffs in den oberflächlichen Hautschichten — außer der Rücksicht auf den Stoff-

wechsel — mehrere Faktoren in Betracht kommen, das Licht und die Wärme, letztere in erster Linie.

Der Einfluß des Lichtes kann darin erblickt werden, daß an verborgenen Körperstellen (von der Schale wird noch immer abgesehen) die Haut blaß bleibt, namentlich unter der Mantelkappe. Doch kann man ebensogut den mangelnden Stoffwechsel, da ja an dieser Stelle die Schleimdrüsen fehlen, verantwortlich machen; nur damit wird es wohl auch verständlicher, daß bei manchen Formen (*Agriolimax melanocephalus, Helicarion, Ostracolethe* usf.) ein tiefes Schwarz auch unter der Mantelkappe vereinzelt vorkommt. — Schalenpigmentierung s. u.

Die Bedeutung der Wärme zeigt sich darin, daß unsere größten Nacktschnecken, *Arion empiricorum*, *Limax maximus*, in kühlen Gebirgslagen viel dunkler zu werden pflegen, als auf warmer Ebene. Gewöhnlich wird die Feuchtigkeit mit als bestimmend herangezogen, z. B. von Leydig. Sie kommt wohl aber nur sekundär in Betracht, insofern sie Stoffwechsel und Wachstum steigert. Experimente mit künstlichen Wärmezuchten ergaben namentlich für *Arion* ein vollständiges Verblassen auch bei genügender Feuchtigkeit.

Sehr auffallend ist die Tatsache, daß derselbe *Arion empiricorum,* der bei uns gerade in den kühlsten Lagen dunkel wird, ebenso an seiner Südgrenze im mittleren Portugal tiefe Schwärze zeigt. Die entgegengesetzten Temperaturen zeitigen das gleiche Ergebnis, während die warmen Mittellagen abweichend die Schwärzung zurückhalten, entsprechend den gleichen Resultaten der Frost- und Hitzezuchten bei Schmetterlingen.

Noch auffallender aber erscheint eine andere, beinahe entgegengesetzte Tatsache, nämlich das plötzliche Fehlschlagen des Schwarz bei extremen Temperaturen. Wir kennen einerseits *Limax maximus* in allen Übergängen der schwarzen Färbung und Zeichnung vom hellsten Grau oder Weiß mit dunklen Linien und Flecken bis zum tiefen, einfarbigen Schwarz. Die Übergänge mögen, soweit sie nicht durch Vererbung gefestigt sind, auf den Wechsel der äußeren Bedingungen, Wärme mit Feuchtigkeit, zurückzuführen sein. Ganz anders ist es beim plötzlichen Umschlag, wie man ihn etwa an den kühlsten und niederschlagsreichsten Stellen des Erzgebirges beobachtet. Hier sind alle Individuen tiefschwarz, mit vereinzelten weißen darunter, ohne jedes Abzeichen. Hier haben wir plötzlichen Umschlag. Dem scheint ein entgegengesetzter Umschlag zu entsprechen, wenn in warmen Sommern, nach einer gesteigerten Sonnenfleckenperiode, massenhaft ebenso weiße *Limax maximus* in den wärmeren Teilen unseres Vaterlandes auftauchen. Wir haben also bei *Arion empiricorum* durch die Temperaturextreme in jedem Falle tiefstes Schwarz, bei *Limax maximus* durch Kälte ebenfalls schwarz, durch höchste Steigerung aber, und zwar in beiden Extremen, reines Weiß durch plötzlichen Umschlag. Diesem durch Wärme veranlaßten Pigmentmangel bei *Limax* fehlt die Parallele bei *Arion* nicht ganz, insofern als in Portugal neben dunkelsten

Exemplaren auch ganz blasse weißliche vorkommen, *A. empiricorum Bocagei* Srth.

Bei der bekannten Schwierigkeit, welche alle Pigmentierung der Tiere bis jetzt noch einem durchgreifenden Verständnis entgegensetzt, muß auch hier betont werden, daß die Gesetze zunächst nur innerhalb der einzelnen Arten gelten, aber schon bei den nächsten Verwandten umschlagen können. Sie erhalten allerdings dadurch erhöhten Wert, daß die Arten, an denen sie gefunden wurden, die modernsten und größten und noch in vollem Flusse der Umbildung begriffen sind.

Sonst wird Albinismus gelegentlich bei Gehäuse- wie Nacktschnecken beobachtet, doch hat man über seine Ursachen keine feste Meinung gewinnen können. Bei Nacktschnecken mit buntem Schleim (*Arion*) kann man von Flavismus reden, wenn nur das schwarze Pigment fehlt, Albinismus bedeutet hier den Mangel beider Farbstoffe.

Unter einen ähnlichen Gesichtspunkt gehört wohl auch die Sohle der Aulacopoden. Bei vielen beschränkt sich das Schwarz auf die Seitenfelder und läßt das locomotorische Mittelfeld vollkommen frei. Bei andern aber überzieht es auch dieses; *Limax* und *Vitrina* mögen auf der einen, *Limacopsis* auf der anderen Seite stehen. Bei manchen, besonders vorderasiatischen Arten sehen wir, wie es allmählich vom seitlichen Rand gegen die Mitte vordringt, aber auf die Seitenfelder beschränkt bleibt. Als Neubildung muß es gelten, wenn eine *Daudebardia*, wie oben erwähnt, das Schwarz der Seitenfelder am Vorderende auch in einem Querstreifen über die Mittelsohle hinwegschiebt. Hier kann wohl nur die Haltung der Tiere in Betracht kommen, wie man sie oft genug beobachtet. Sie ziehen den Kopf ein und krümmen damit das Vorderende der Sohle nach oben. Somit wird das heraufgebogene Vorderende der Atmosphäre ausgesetzt, während die übrige Sohle dem Boden aufliegt. Und es kann wohl nur ein meteorischer Einfluß sein, der die Umfärbung erzeugt.

Wunderlich ist, daß unter Umständen in der Sohle von Aulacopoden ein Umschlag eintritt, indem das locomotorische Mittelfeld dunkler wird als die Seiten. Andeutungen finden sich bei manchen Ackerschnecken, auch bei kaukasischen Raublungenschnecken. Am ausgeprägtesten ist die Sache bei dem erwähnten weißen portugiesischen *Arion empiricorum Bocagei*, bei dem der schwarze Farbstoff sich nur an zwei Stellen erhalten hat, in den Augen und der Mittelsohle.

Noch auffallender liegt der Fall bei kaukasischen Ackerschnecken, bei denen das proximale Ende des Penis im ausgebildeten Zustande einen schwarzen Fleck hat, während das übrige Organ völlig pigmentfrei ist. Beim Gebrauch ist der dunkle Fleck zur äußersten Spitze des ausgestülpten Organs geworden, das dem stärksten Blutdruck unterliegt. Und ich halte es für zweifellos, daß die Abscheidung des schwarzen Flecks lediglich auf Rechnung der kurzen Einwirkung der Atmosphäre zu setzen ist. Dabei ist der Zustand hoher Erregung zu bedenken, in den das Tier

während der Copula versetzt ist. Das macht es wahrscheinlich, daß die schnelle Abscheidung des Pigments unter nervösem Einfluß steht, sei es unmittelbar während der Begattung, sei es noch länger nachwirkend.

Farbenwechsel.

Daß die schwarzen Chromatophoren der Haut unter Umständen auf nervösen Reiz Umlagerungen des Pigmentes ausführen, läßt sich mehrfach beweisen. Einmal hat Leydig den direkten Nachweis erbracht für den Zusammenhang von Farbzellen und Nervenfasern; sodann hat er die Umfärbung beobachtet bei *Amalia marginata*. Und da kommt sie auch nach meiner Erfahrung am leichtesten zur Anschauung. Sobald man die Tiere in der Gefangenschaft etwas vernachlässigt, werden sie sichtlich dunkler; die schwarzen Pigmentflecke, vorher als feine Spritzflecke konzentriert, dehnen sich über die ganze Haut aus. Leydig vergleicht die Erscheinung direkt mit dem Farbenwechsel der Amphibien.

Rote und gelbe Pigmente.

Die Zellen mit gelben, roten und bräunlichen Farbstoffen pflegen nicht fein verästelt zu sein, wie die schwarzen Chromatophoren. Sie beschränken sich wohl auch, wenigstens bis zu gewissem Grade, mehr auf die oberflächlichen Hautstellen, wiewohl sie andererseits, außer in den Farbdrüsen, meist auch weniger nahe an das Epithel und zwischen dessen Zellen herantreten.

Der naheliegenden Vermutung, welche sie den Lipochromen zurechnen möchte, widerspricht der Umstand, daß sie durch Alkohol nicht extrahiert werden. Doch ist über ihre wahre Natur nichts bekannt. Wenn ich sie in die Verwandtschaft der Guanin- und Harnsäureverbindungen stellte, so entspricht das mehr einem persönlichen Empfinden, das aus der Ähnlichkeit mancher derartigen Bindegewebsablagerungen entspringt, als einem chemischen Beweis*).

Inwieweit gesteigerte Wärme ihre Erzeugung begünstigt, kann etwas fraglich bleiben; jedenfalls treten sie zurück bei den rein schwarzen *Arion empiricorum* aus kalten Gebirgslagen. Sicher aber scheint es, daß ihre Abscheidung in Farbdrüsen durch zunehmende Wärme begünstigt wird. Die großen Formen des *Limax maximus*, welche das Orange dem abgeschiedenen Schleim beimischen, steigen in den Südalpen nur bis zu 400 und 500 m empor. Und doch fällt die bunte Abscheidung wieder weg bei den Vertretern derselben Gruppen um kaum einen Breitengrad weiter südlich und von da bis Unteritalien und Madeira. Als Parallele führe ich die Erfahrungen am *Arion empiricorum* an. In den wärmeren Lagen unserer Heimat erscheint er grellrot, ebenso wenn man Jugend-

*) Man könnte hier die Arbeit von A. Graf „über den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen“ (Zool. Anz. XVIII. 1895) heranziehen. Hier soll dasselbe Excret entweder durch die Segmentalorgane nach außen befördert oder als Pigment in der Haut abgelagert werden.

formen aufzieht. Bei meinen Versuchen aber blieben sie weiß, wenn die Temperatur wochenlang über 20° C gesteigert wurde. Es läuft also auch hier auf ein Optimum hinaus. Und damit erklärt es sich ohne weiteres, daß bunte Excrete auch so nördlichen Formen wie unserem *Limax tenellus* nicht fremd sind.

Die Zuchtversuche zeigen eine bestimmte Abhängigkeit der Pigmentbildung vom Stoffwechsel. Die jungen, eben aus dem Ei geschlüpften *Arion empiricorum* sehen blaßgelb aus, mit lila gefärbtem Kopfende. Ob diese Komplementärfarben tiefere Bedeutung haben, steht noch dahin, wenn sie auch auffallend an die gleichen Gesetze bei den Schalen eupelagischer Prosobranchienlarven erinnern. Hier kommt es mir auf eine andere Seite an. Die Jungen findet man den Winter über unter dem Schnee im Laube versteckt, entweder in derselben Anfangsfärbung oder aber mit bereits geschwärzten Kopfende und schwärzlich angelegter Stammbinde, wobei das Orange zu lichtem Gelb abgeblaßt ist. Diese Tiere sind ein wenig größer. Und es ergibt sich, daß sie bereits Nahrung zu sich genommen haben. Mit anderen Worten: die äußeren Einflüsse machen sich erst dann geltend, wenn die junge Schnecke bereits zu stärkerem Stoffwechsel, der sich nicht allein auf die Atmung beschränkt, übergegangen ist.

Sonst zeigt sich an derselben Art der Einfluß der Wärme auch darin, daß die Jungen der dunkeln portugiesischen Südform mit lebhafterem Orange oder Rot zur Welt kommen als die mitteleuropäischen.

Diffuses Rot.

Abgesehen von den lokalisierten roten Pigmenten findet sich der Fall, daß die ganze Schnecke in allen ihren einzelnen Organen durch und durch rot gefärbt ist. Hier scheint die tiefstgreifende Beeinflussung der gesamten Konstitution mit der Abscheidung des Farbstoffs verbunden zu sein, und zwar im Zusammenhange mit trocknem Steppen- und Wüstenklima. Dafür spricht die Verbreitung der Erscheinung bei der centralasiatischen Ackerschnecke, *Agriolimax Fedtschenkoi*, bei der turkestanischen *Parmacella*, beim *Limax arborum* von den Kanaren u. dgl. m.

Übergänge zwischen bunten und schwarzen Pigmenten.

Wiewohl beide Pigmentgruppen sich in ihren Extremen wesentlich verschieden verhalten, so scheinen sie doch aus gemeinsamer Wurzel hervorgegangen zu sein. Dafür spricht zunächst dieselbe turkestanische *Parmacella*; denn sie kommt nicht nur in der roten Varietät vor, sondern auch in einer schiefergrauen (1660), bei der das Pigment in gleicher Weise alle inneren und äußeren Organe durchsetzt.

Man kann indes wohl ebenso die Gattungen deuten, bei denen die nordischen Formen schwarz, die südlichen aber gelb oder ockerig gefärbt sind. Hierher gehören etwa manche *Amalia*-Arten aus dem Mediterrangebiet, denen dunkle gegenüberstehen, oder unsere dunklen Daudebardien

gegenüber den bräunlichen Libanien des östlichen Mittelmeergebietes und den Testacellen des westlichen oder die armenischen Vertreter der Gattung *Limax*, die sämtlich bräunlich aussehen.

Grüne Färbung.

Der lebhaft grüne Ton, den der noch nicht erwachsene *Limax coerulans* bisweilen zeigt und der schließlich in lebhaftes Blau oder stumpfes Schwarz umschlägt, dürfte auf einem Zusammenwirken von gelbem mit blauem oder schwarzem Pigment beruhen. Von grünen Gehäuseschnecken der Tropen ist leider nicht bekannt, wie die Färbung zustande kommt. Krautfressende Formen, die im Alkohol oft grün aussehen, sind mit Vorsicht zu betrachten, da es sich häufig um gelöstes Chlorophyll handelt, das die Haut durchsetzt.

2. Ablagerung von Conchin in der Haut.

Bei den Parmacellen von Turkestan, und nur hier, liegt in der mittleren Höhe des Mantelgewebes, am Anfange der Kappe oder des linken Nackenlappens, ein eigentümliches Skelettgewebe in einem wagerechten Halbmonde gerade über der Leiste, die ich für das Osphradium halte. Es bildet sich erst in späterem Reifezustand aus und fehlt den jungen völlig. Die Entstehung geht von der Abscheidung kleinster, blasser Körperchen aus, die stark tinktionsfähig sind und allmählich zu braunen, homogenen Blättchen sich umwandeln und zusammenfließen, die nur als Conchin gedeutet werden mögen. Sehr viele solcher Conchinblättchen liegen zusammengedrängt aneinander, so daß man beim Herauspräparieren eine kautschukartige Masse vor sich zu haben glaubt.

Dieses innere Conchingerüst gibt der Muskulatur über der Leiste festeren Halt (s. u.).

Jacobi fand bei *Amphidromus* Einlagerungen von Conchin in der äußeren Bedeckung des Eingeweidesackes, sowie in vielen inneren Organen, Leber, Niere, Enddarm, Pericard usw. Doch scheint hier nähere Untersuchung erwünscht.

e) Die Muskulatur.

Die Norm ist wohl, daß die Muskelfasern, einzeln oder in Bündel geordnet, die Haut gleichmäßig durchsetzen und nur an der Gleitsohle sich häufen. Wir haben eben den typischen „Hautmuskelschlauch" vor uns.

Das Schema erleidet aber mancherlei Abweichungen, je nachdem eine drüsenreiche Bindegewebsschicht die Muskulatur verdrängt oder dgl. So unterscheidet Plate (959) bei den Janelliden eine oberflächliche, reticuläre und eine tiefere, muskulöse Lage und betrachtet das Bild als das normale. Die muskulöse läßt er vorwiegend aus Querfasern bestehen. Bei zwei Arten von *Oncidiella*, *O. marginata* und *coquimbensis*, fand v. Wissel (1054) zwei verschiedene, aus Quer- und Längsfasern gebildete Muskelschichten; die eine liegt unmittelbar unter dem Epithel, die andere begrenzt die Leibeshöhle. Beide werden getrennt durch eine dicke Lage reticulären Bindegewebes, das nur wenige Muskelfasern enthält. Nach dem Rücken zu aber

schwindet die äußere Schicht, so daß die reticuläre an das Epithel stößt und das von Plate geschilderte Schema herauskommt. Bei *O. juan- fernandeziana* dagegen, der sich *O. celtica* nach Joyeux-Laffuies Beschreibung anschließt, ist die Struktur eine durchaus andere. Der ganze Mantel besteht aus einem gleichmäßigen Filz von mit Bindegewebselementen durchsetzten Muskelfasern.

Ähnliche Differenzen zeigten mir früher zwei *Vaginula*-Arten (1013). *V. Leydigi* ließ drei Schichten unterscheiden, die Drüsen-, die Schleimschicht und die Spongiosa. Letztere setzte sich aus dem Muskel- und Bindegewebsfilz zusammen. Bei *V. Hedleyi* aber bildete das ganze Integument den gleichmäßigen Filz, der von den Schleimkanälen (s. o.) durchsetzt

Fig. 46.



Querschnitt durch die Sohle von *Limax maximus*. *F* Rinnen, welche das locomotorische Mittelfeld *S* abschließen. *fd* Fußdrüse. *K* Kalk. *Q* Querschnitt durch Längsmuskelbündel. Nach Simroth.

wurde. Die Muskelbündel waren regelmäßig geordnet. Ein Querschnitt zeigte die Durchschnitte der Längsbündel, dazu in der Fläche vertikale und horizontale oder transversale Bündel, dazu diagonale, die sich gegenseitig unter 90° und mit andern unter 45° kreuzten. Und das führt wohl auf das normale Schema, wie es im wesentlichen auch den Turbellarien zukommt.

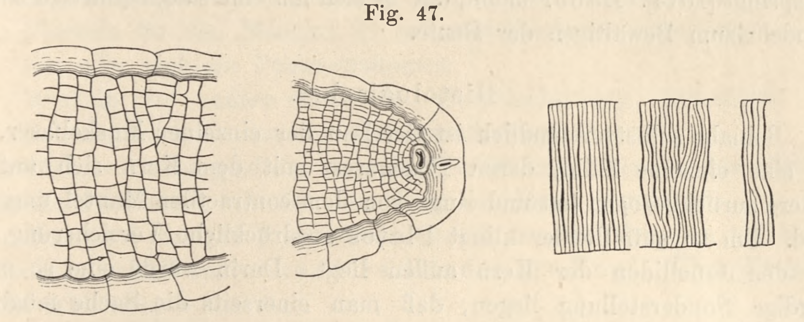
Am besten erkennt man es vielleicht an einem Querschnitt durch eine Nacktschnecke, der die Fußdrüse trifft. Hier lassen sich die Elemente zunächst auf die drei Richtungen des Raumes zurückführen: wir haben longitudinale, vertikale und transversale Fasern. Die vertikalen aber gehen, je mehr sie sich der Medianlinie nähern, um so stärker nach der andern Hälfte aus, so daß das der Mitte zunächst gelegene Bündel der rechten Seite den linken Fußrand treffen würde und umgekehrt. So kommen die diagonalen Richtungen heraus. Eine Abweichung besteht

namentlich darin, daß über die Gleitfläche, bei dem Aulacopod also in der Mittelsohle, sich die Muskelbündel häufen und namentlich die longitudinalen unter dem Epithel gewaltig an Menge zunehmen. Auch Biedermann überzeugte sich neuerdings, daß das locomotorische Mittelfeld der Ackerschnecke in erster Linie Längsmuskelbündel enthält (689 und 690).

Das gleiche Bild wie *Limax* würde ein Querschnitt durch *Ancylus* ergeben, wie ihn André wiedergibt (661). Hier besteht nur der Unterschied, daß die senkrechten Fasern, die nach unten unter gegenseitiger Durchkreuzung ausstrahlen, sich unmittelbar als die Elemente des Schalenmuskels darstellen (s. u.).

Bei *Limax* haben diese gekreuzten Muskeln die eigenartige Wirkung, daß die schwarzen Seitenfelder einander bis zur Berührung genähert werden können in wagerechter Linie. Das locomotorische Mittelfeld sinkt dann ein und wird vollkommen versteckt.

Fig. 47.



Links: Mitte und Hinterende des *Oncidium nangkauriense*, von unten. Vergr. 5 : 2. Rechts: Sohlenteile einer *Vaginula* von Madagascar. Vergr. 2 : 1. Links nach Plate. Rechts Original.

An der Sohle eines in Wasser erstickten *Limax*, bei dem sich das Mittelfeld durch besonders starke Quellung nach außen vorwölbt, überzeugt man sich, daß die Längsmuskelbündel keineswegs in ganzer Länge der Sohlenfläche parallel laufen; vielmehr senken sich die Enden allmählich nach unten und fallen unter spitzem Winkel ins Epithel ein.

Außer diesen regelrecht gerichteten Muskelbündeln verlaufen zwischen den subepithelialen Drüsen noch allerlei einzelne Fasern. Sie sind es wohl, welche, am stärksten wieder in den Runzeln unserer größten Nacktschnecken, energisch pulsierende Bewegungen veranlassen, als wenn die ganze Rückenhaut ein Lymphherz wäre. Daß der Kiel, wo er ausgebildet ist, am muskelärmsten bleibt, wurde oben erwähnt. In der Umgrenzung der Leibeshöhle überwiegen die Quermuskeln; man sieht sie am deutlichsten in der dünnen Decke über einer eingesenkten Fußdrüse.

Bei den Soleoliferen werden die kleinen Querleisten der Sohle, die Soleolae, deren scharfe Ränder an ihrer Hinterseite liegen, vom Hautmuskelschlauch aus hauptsächlich mit Fasern versorgt, welche nur wenig

von der senkrechten Richtung abweichen. Sie dürften auf Längsfasern zurückzuführen sein, die sich nach vorn und unten ins Epithel abzweigen.

Die Querleisten betragen bei den Vaginuliden nur einen Bruchteil eines Millimeters. Sie ziehen nicht durchweg normal über die Sohle, sondern hier und da ist eine eingeschaltet, die vom Rande her nur etwa bis zur Mitte reicht (Textfig. 47 rechts). Dieser Verlauf erinnert an das Bild, das wir durch Plate von den Oncidien kennen, nur daß es weit gröber ist (Textfig. 47 links). Aber das Prinzip ist das gleiche. Die Längsfurchen, welche außerdem die kurzen Zwischenräume zwischen den Querfurchen überbrücken, können wohl nur durch den vorwiegend der Längsrichtung folgenden Verlauf der nach dem Sohlenepithel herabziehenden Muskelfasern erklärt werden.

Atopos hat ein Stück hinter dem Kopf in dem ventralen Hautmuskelschlauch eine eigenartige Verdickung, die knotenartig in die Leibeshöhle vorspringt (1014). Babor meint, daß es sich um eine saugnapfartige Anlage handele zum Bewältigen der Beute.

Histologisches.

Beinahe selbstverständlich ist der Bau der einzelnen Muskelfaser. Sie ist eine einzelne Zelle, deren Plasmarest mit dem Kern sich auf das Innere zurückgezogen hat und rings von dem contractilen Mantel umgeben wird. Um so auffallender klingt Plates ausdrückliche Versicherung, daß bei den Janelliden der Kern außen liegt. Darin würde eine so merkwürdige Sonderstellung liegen, daß man einerseits die Sache möglichst nachprüfen sollte, ob wirklich alle Fasern in der Familie diese Struktur haben, und wenn das der Fall ist, andererseits auch bei anderen Gruppen gründlich Umschau halten sollte nach Parallelen oder Übergängen.

Ich sah die zugespitzten Faserenden bisweilen sich in mehrere spalten, bisweilen fest mit anderen Zellen verschmelzen.

Die Muskelelemente hat man im allgemeinen den glatten Fasern zuzurechnen. Doch fehlt es nicht an Anklängen zur Querstreifung. In angeschwollenen Muskelbäuchen erkennt man Längsfibrillen, die weiter in regelmäßigen Abständen sich knopfartig verdicken. Und da die Anschwellungen der verschiedenen Fibrillen alle in denselben Querebenen liegen, so kommt das Bild der quergestreiften Faser zustande. Und es entspricht wohl wirklichen Verbindungen der Punkte in diesen Querebenen, wenn man gelegentlich bei Maceration einen Teil der Faser in Scheiben oder Discs zerfallen sieht.

Losgelöste Muskelbündel.

Bei den beschalten Schnecken hat man wohl die senkrechten Faserbündel des Hautmuskelschlauchs in erster Linie vom Mantel und von der Schale aus abzuleiten. Dann wird naturgemäß die rein vertikale Richtung in der Weise verändert, daß diese Bündel von der Spindel nach vorn,

unten und hinten auseinanderstrahlen. Das typische Querschnittsbild würde also bloß unterhalb der Spindel zustande kommen.

Bei den Basommatophoren haben wir als Spindelmuskel nur eine columellare Verdickung der Hautmuskulatur, kein losgelöstes Bündel, und solche fehlen bei ihnen durchweg, mit Ausnahme etwa des Pharynx.

Um so reicher ist die Ausbildung freier Muskeln bei den Stylommatophoren. Sie dürften etwa die folgenden sein, soweit Ursprung aus dem Hautmuskelschlauch in Frage kommt:

Der Spindelmuskel oder Columellaris mit verschiedenen Komponenten,
für den Fuß,
für den Pharynx,
für die Kopfhaut,
für die Tentakel,
bisweilen auch für Teile der Genitalien.

Hilfsmuskeln für die Tentakel, vorn in der Umgebung des Mundes.

Muskeln für den Pharynx, in sehr verschiedener Ausbildung.

Ein oder mehrere Penisretraktoren.

Muskeln für andere Teile der Geschlechtswege, Retentoren oder Retensoren, und zwar für ganz verschiedene Organe,

teils für das Atrium genitale, teils für den Oviduct, teils für den Pfeilsack oder die Pfeildrüse, teils für den Gang der Bursa copulatrix.

Man darf vermutlich alle diese Muskeln in zwei Gruppen teilen, den Spindelmuskel und sekundäre Bündel am Kopf. Über die phyletische Ableitung s. u.

Der Spindelmuskel oder Columellaris.

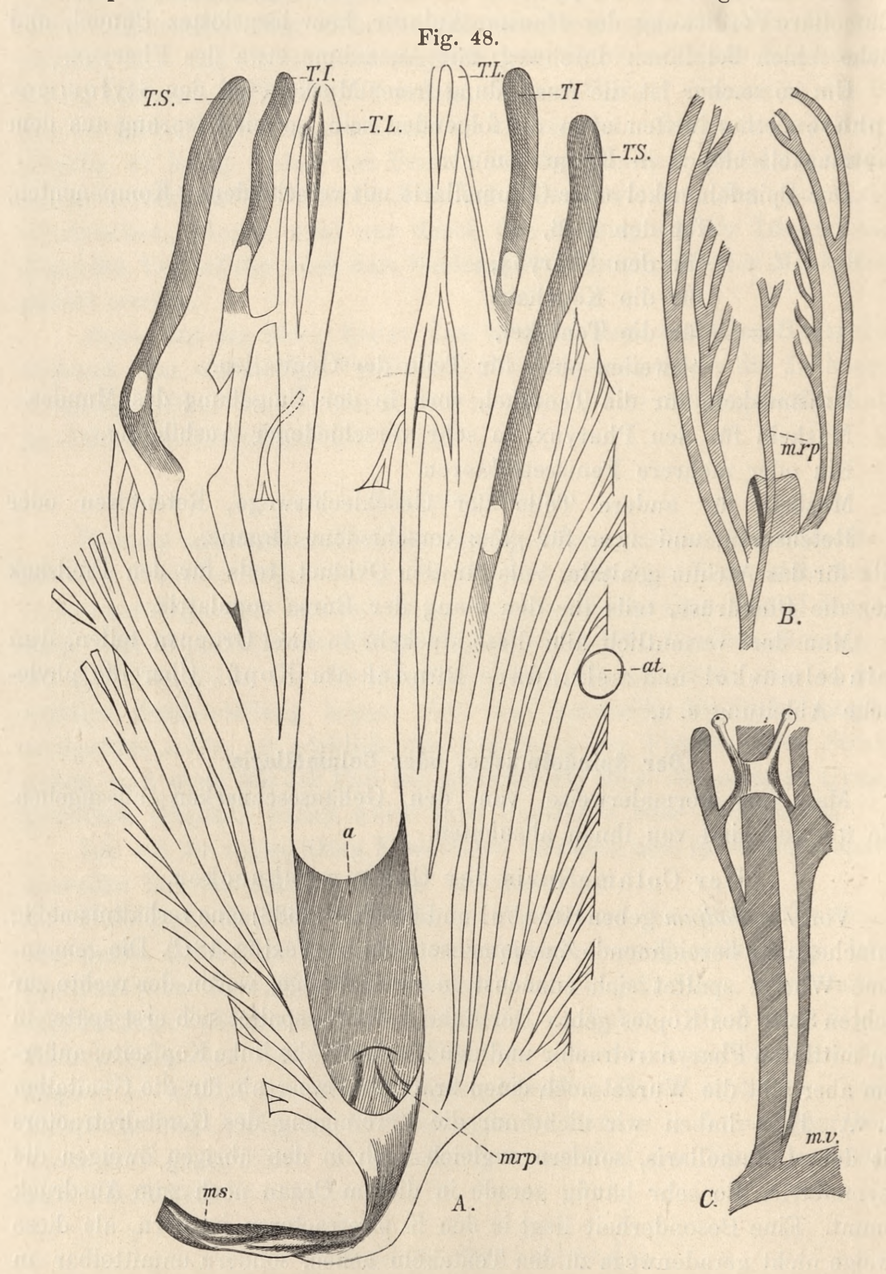
Man hat normalerweise von den Gehäuseschnecken auszugehen. Die übrigen sind von ihnen abzuleiten.

Der Columellaris der Gehäuseschnecken.

Von *Eucalodium* geben Strebel und Pfeffer (1688) eine verhältnismäßig einfache, aber bezeichnende Zusammensetzung an (Textfig. 48 *C*). Die gemeinsame Wurzel spaltet sich zunächst in zwei Zweige, wovon der rechte zur rechten Seite des Kopfes geht. Der linke, stärkere spaltet sich erst später in den mittleren Pharynxretractor und den Zweig für die linke Kopfseite, außerdem aber gibt die Wurzel noch einen kräftigen Zweig ab für die Genitalien (m. v.). Hier haben wir nicht nur die Vereinigung des Genitalretractors mit dem Columellaris, sondern zugleich noch in den übrigen Zweigen die Asymmetrie, die sehr häufig gerade in diesem Organ noch zum Ausdruck kommt. Eine Besonderheit liegt in den Kopfretractoren insofern, als diese Zweige nicht geradenwegs zu den Tentakeln gehen, sondern unmittelbar an der Kopfhaut anfassen, an der Basis der Ommatophoren. Sie geben vorher einen medialen Zweig zu einer Muskelplatte, die über dem Schlundring liegt, und von dieser erhalten erst die Ommatophoren ihre eigenen Muskeln. Ähnlich ist es mit dem Spindelmuskel von *Neohyalimax* (1017). Er

spaltet sich in zwei mediale Bündel für den Schlundkopf und zwei laterale für die Kopfhaut. Von ihnen lösen sich erst sekundär die feinen Ommatophorenmuskeln ab. Ähnlich beschreibt es Wiegmann für die

Fig. 48.



Spindelmuskel von *A. Glandina sowerbyana* Pf. *B. Glandina algira. C. Eucalodium edwardsianum. a* Verbindende Mesenchymmembran, unter welcher die Pharynxmuskeln entlang ziehen. *at.* Atrium genitale. *mrp.* Pharynxmuskel. *ms.* Wurzel des Spindelmuskels. *m.v.* Muskel für die Scheide. *T.I.* Muskel für die kleinen, *T.S.* für die großen *T.L.* für die Mundfühler. *A* und *C* nach Strebel und Pfeffer. *B* nach Simroth.

Ennea-Gruppe *Edentulina* von den Seychellen (1539). Ob sich in dieser Anordnung, die nicht verbreitet ist, ein primärer Zustand ausspricht oder ein sekundärer, ist zunächst kaum auszumachen. Doch könnte die Annahme, daß der Ommatophorenretractor sich erst nachträglich herausbildete, sein wechselndes Verhältnis zum Penisretractor erklären (s. u.).

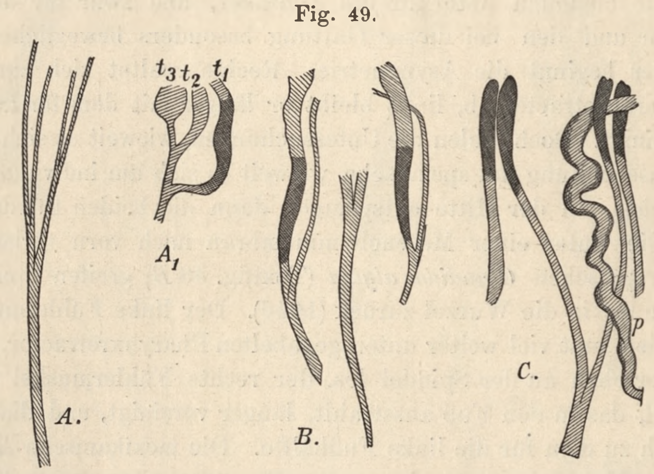
Sehr reich ist die Verzweigung des Spindelmuskels bei *Glandina;* dazu lassen die verschiedenen Arten einen Fortschritt in der Sonderung erkennen. Die mexikanische *Gl. sowerbyana* hat noch eine einheitliche Wurzel, die sich gleichmäßig nach beiden Seiten spaltet (Textfig. 48 *A*). Jederseits gehen erst eine Anzahl Äste nach außen ab, die in den Fuß eindringen, dann kommen die medialen Äste für die Tentakel, und zwar für den oberen, den unteren und den bei dieser Gattung besonders beweglichen Lippenfühler. Hier beginnt die Asymmetrie. Rechts spaltet sich zunächst der Ommatophorenretractor ab, links bleibt er länger mit dem für den unteren Fühler vereinigt. Doch fehlen die Untersuchungen, wieweit es sich in solcher feineren Ausarbeitung um spezifische, wieweit es sich um individuelle Eigenheiten handelt. In der Mitte entspringen dann die beiden Bündel für den Pharynx, die unter einer Mesenchymmembran nach vorn verlaufen. Bei unserer europäischen *Glandina algira* (Textfig. 48 *B*) greifen Spaltung und Asymmetrie bis in die Wurzel zurück (1656). Der linke Fühlermuskel, vereinigt mit dem erst viel weiter unten gegabelten Pharynxretractor, lösen sich zuerst weiter oben an der Spindel los, der rechte Fühlermuskel bleibt mit dem Bündel, das in den Fuß ausstrahlt, länger vereinigt, und dieser Ast ist symmetrisch zu dem für die linke Fußhälfte. Die mexikanische Art zeigt in der weiteren Verzweigung noch manche Besonderheiten, auch die Fühlermuskeln geben nach rechts und links ein Bündel in den Fuß ab, und die Art und Weise, wie es links frei nach unten zieht, rechts aber durch eine Spalte des innersten Bündels hindurchtritt, beweist, daß sich hier nachträglich noch Spaltungen und Verschmelzungen geltend machen, die im Gebiete der beiden Bündel für die unteren und die Lippententakel verschiedenen Ausdruck finden. Sie liegen wohl in den vereinzelten Muskelfasern begründet, welche die Bindegewebszüge und -stränge des Mesenchyms durchziehen und zu mancherlei Unregelmäßigkeiten führen.

Bei der *Gl. algira* kann man gleich noch an der Wurzel einen kräftigen Schwanzretractor unterscheiden, indem die nach hinten und unten ziehenden Anteile des Spindelmuskels sich zunächst schärfer zusammenschließen. Ähnlich ist es bei der Helicide *Amphidromus* nach Collinge und Jacobi. Er schließt sich an die Glandinen im allgemeinen an, aber doch mit Differenzen. Fuß- und Fühlermuskeln bilden rechts wie links einen gemeinsamen Stamm, zwischen ihnen entspringt der Pharynxmuskel, alle mit Besonderheiten. Der linke Stamm entsteht aus zwei Wurzeln, die erst nachträglich verschmelzen. Die Stämme geben nacheinander zwei Bündel ab, die sich im Fuß verzweigen — Jacobi unterscheidet danach Sohlen- und Seitenmuskel (827) —, nachher gabeln

sie sich für die beiden Fühler. Der Pharynxmuskel ist auffällig genug; er spaltet sich zum Schluß in drei Äste, einen medianen und zwei laterale, und so faßt er am Schlundkopf an, während sonst das mediane Bündel zu fehlen pflegt.

Im großen und ganzen haben wir bei *Glandina* und *Amphidromus* die höchste Sonderung, die sich bei Gehäuseschnecken findet, während *Eucalodium* einen besonders einfachen Typus darstellt. Zwischen diesen Extremen schwankt die Sonderung hin und her; die Clausilien z. B. haben den Schwanzmuskel gut gesondert und sind dadurch von *Eucalodium* verschieden. Im einzelnen fehlt es an der Durcharbeitung.

Fig. 49.



Columellaris von *A. Ostracolethe*. A_1 die Verzweigung des rechten Tentakelmuskels. *B Hyalina nitens*. *C Trigonochlamys imitatrix* unter Weglassung des Pharynxretractors, der mit dem Ommatophorenretractor eine gemeinsame Wurzel hat. t_1 oberes, t_2 unteres, t_3 Lippententakel. *p* Penis. Nach Simroth.

Der Columellaris bei oxygnathen Nacktschnecken und Testacelliden.

Besondere Abweichungen finden sich wieder bei den Nacktschnecken doch ohne scharfe Grenze, ebenso bei den Testacelliden s. s. Bei ihnen allen fallen getrennte Bündel für den Fuß weg. Die Limaciden und Urocycliden, die sich etwa an die Vitriniden anschließen, haben immer einen einheitlichen Columellaris, der aus Tentakel- und Pharynxmuskeln sich zusammensetzt. Die einheitliche Wurzel ist von wechselnder Länge; sie befestigt sich an dem flachen Schälchen da, wo die Spindelstelle zu suchen wäre. Unter Umständen sitzt die Insertion in einer Grube, die sich aus sekundärer Verdickung der Schale erklärt, bei *Mesolimax* u. a. (1660). Dabei können die beiden Pharynxbündel sich auf eine Strecke hin vereinigen, oder sie sind von Anfang an getrennt und verschmelzen zunächst mit dem Tentakelmuskel auf ihrer Seite, wie bei *Ostracolethe*. Die

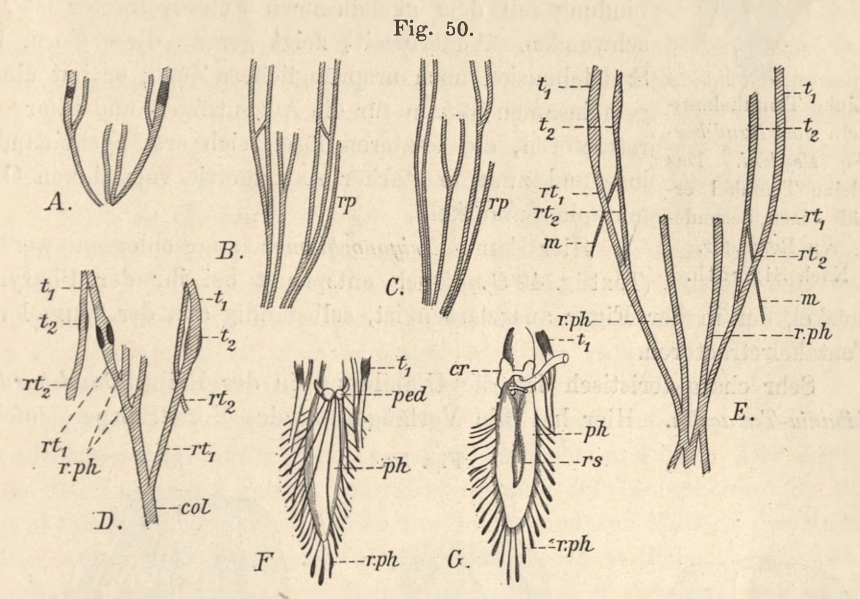
Hyalinen sind Schalenschnecken, bei denen der Spindelmuskel bereits in die einzelnen Komponenten, jeder mit völlig getrenntem Ursprung, zerfallen ist. In den Ursprungsstellen zeigt sich wieder die Asymmetrie.

Einen auffallenden Reichtum in den Umbildungen zeigen die Testacelliden.

Bei *Plutonia* (Textfig. 50 *A*) entspringen die Fühler- und Pharynxmuskeln, letztere von Anfang an getrennt, dicht beieinander. Ein Penisretractor fehlt.

Unsere Daudebardien verhalten sich ähnlich (Textfig. 50 *B* und *C*), doch

Fig. 50.



Columellaris von Raublungenschnecken. *A Plutonia atlantica. B Daudebardia rufa* und *brevipes. C Daudebardia Lederi. D Hyrcanolestes Valentini. E Pseudomilax Ananowi. F Selenochlamys pallida*, von unten, mit Einzeichnung der Pedalganglien und Fußnerven. *G* dasselbe von oben mit den Cerebralganglien. *col* Spindelmuskel. *cr* Cerebralganglien. *m* Freie Muskeln für die unteren Tentakel. *ped* Pedalganglien. *ph* Pharynx. *rp* Penisretractor. *r.ph* Pharynxretractor. *rs* Radulascheide. rt_1 Retractor des großen, rt_2 des kleinen Fühlers. t_1 großer, t_2 kleiner Fühler.
Nach Simroth.

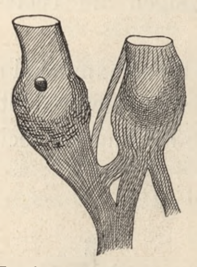
so, daß sich der Penisretractor noch als echter Zweig des Spindelmuskels darstellt. Der Pharynxmuskel gabelt sich erst spät. Zwischen den Muskeln für das große und kleine Tentakel bildet sich bei *D. rufa* und *brevipes* eine Muskelanastomose aus, die bei *D. Lederi* fehlt.

Die Anastomosen steigern sich bei *D. Heydeni* (Textfig. 51); dazu erhält das kleine Tentakel einen gesonderten supplementären Retractor aus der Haut (1012).

Von hier aus führen mehrere Richtungen weiter, doch so, daß sich nirgends eine fortlaufende Kette bilden läßt, sondern jede Gattung selbständig aus der gemeinsamen Wurzel entstanden zu denken ist.

Pseudomilax (1066) zeigt das Bild der *Daudebardia Heydeni*, doch hat der Penisretractor, stark verkürzt, seinen Ursprung weit nach vorn verlegt. Die Pharynxretractoren sind dazu von Anfang an getrennt. Der supplementäre Muskel für das kleine Tentakel ist vorhanden.

Fig. 51.



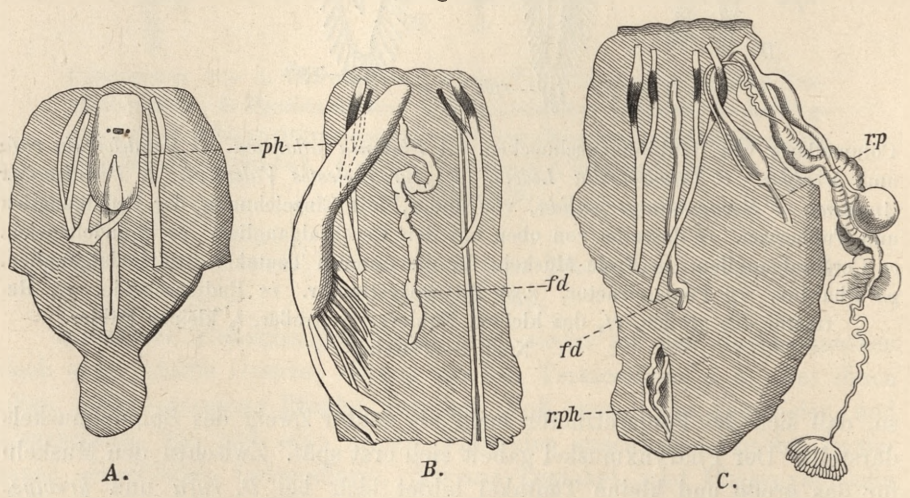
Linke Tentakelmuskeln von *Daudebardia Heydeni*. Das kleine Tentakel erhält einen besonderen Retractor. Nach Simroth.

Hyrcanolestes (Textfig. 50 *D*) ist in dieser Linie weitergegangen, denn die kleinen Fühler haben nur noch den supplementären Retractor für sich, die Verbindung mit dem gemeinsamen Fühlerretractor ist geschwunden. Andererseits zeigt gerade diese Form im Spindelmuskel noch ursprünglichere Züge; er hat einen gemeinsamen Stamm für die Augenträger- und Pharynxretractoren, die letzteren lösen sich erst nacheinander los, und zwar in starker Asymmetrie vom linken Ommatophorenmuskel.

Hier kann *Trigonochlamys* angeschlossen werden (Textfig. 49 *C*). Doch entspringt bei ihr der Pharynxmuskel, der in der Figur ausgelassen ist, selbständig aus der Wurzel der Tentakelretractoren.

Sehr charakteristisch ist die Umbildung in der Reihe *Daudebardia-Libania-Testacella.* Hier hat die Verlängerung des Vorderkörpers infolge

Fig. 52.



Columellaris von Testacelliden s. s. *A Daudebardia* (*Libania*) *Saulzyi*. *B Testacella haliotidea*. *C. Testacella Maugei*. Alle mit der Fußdrüse, *C* auch mit dem Geschlechtsapparat. *fd* Fußdrüse. *ph* Pharynx. *r.p* Penisretractor. *r.ph* Pharynxretractor. Nach Simroth.

der Pharynxvergrößerung umgestaltend gewirkt, und zwar wieder so, daß eine fortlaufende Kette sich nicht formieren läßt. Bei *Libania* (*Daudebardia*) *Saulzyi* vom östlichen Mittelmeerbecken sind alle Wurzeln zunächst von

der Schale entfernt und nach vorn gerückt. Und wie sich bei den echten Daudebardien der Pharynxmuskel an den linken Tentakelretractor hält (Textfig. 50), so entspringen auch bei *Libania* beide gemeinsam links vom Boden der Leibeshöhle, wo er in die Seitenwand umbiegt (Textfig. 52 *A*). Der rechte Fühlermuskel beginnt auf der Gegenseite rechts, etwas mehr nach hinten. Man hat ihn wohl nicht als supplementären Muskel zu betrachten, sondern als den losgelösten, verlagerten rechten Tentakelzweig des Columellaris. Nur der Penisretractor, der sonst am leichtesten wegrückt, entspringt noch hinten neben dem Enddarm an der ursprünglichen Stelle. Unter den Testacellen zeigt die Westform, *Testacella Maugei* den Weg, den die *Libania* gegangen ist, noch an, denn noch entspringt auch hier der rechte Tentakelmuskel von der linken Seite der Leibeshöhle (Textfig. 52 *C*). Der Pharynxretractor jedoch, wenigstens das hinterste Bündel, kommt vom Hintergrunde der Leibeshöhle, aus der Nachbarschaft der Schale. Es entspricht das der starken Verlängerung des Pharynx, und es wird schwer auszumachen sein, ob dieser anscheinend normale Ursprung des Pharynxretractors die ursprüngliche Lage behalten oder erst sekundär wieder gewonnen hat. *Testacella haliotidea* (Textfig. 52 *B*) hat den Pharynxmuskel in gleicher Lage, aber der rechte Tentakelretractor ist an die rechte Seite der Leibeshöhle gerückt wie bei *Libania*.

Die kleine *Selenochlamys* (Textfig. 50 *F*—*G*) könnte man hier anschließen. Ihre Fühlermuskeln entspringen symmetrisch rechts und links. Der eigentliche Pharynxmuskel kommt vom Hintergrunde der Leibeshöhle. Er läßt sich aber nicht mehr unterscheiden von den sekundären Muskeln der Mundmasse, welche sich rings quer hinüberspannen zur seitlichen Körperwand. Durch sie wird die Leibeshöhle völlig in eine obere und eine untere Kammer geschieden. Die untere enthält die Pedalganglien mit ihren Nerven, wie die Figur zeigt.

Der Columellaris der Arioniden.

Bei ihnen lassen sich die verschiedensten Stufen der Umlagerung feststellen. Als Ausgangspunkt kann man vielleicht eine der amerikanischen Formen, *Zacoleus* oder *Ariolimax* (Textfig. 53 *A*), nehmen. Noch hat hier der Spindelmuskel eine kurze gemeinsame Wurzel, höchstens hat sich der rechte Fühlermuskel ein wenig gesondert. Der Pharynxretractor bleibt noch eine Strecke weit ungeteilt. Die Fühlermuskeln spalten sich für die großen und kleinen Fühler. Als ein neues Element, das mit aus dem Columellaris hervorgegangen ist und seinen Ursprung teilt, tritt ein Retensor auf, der nach meiner Darstellung zu der dicht am Kopf gelegenen Genitalöffnung, nach der Pilsbrys zum Kopfe selbst geht (953). Seine Aufgabe ist jedenfalls, das Integument bei dem starken Blutdruck während der Copula am zu weiten Vorstülpen zu verhindern. Die Differenzen erklären sich wohl aus den verschiedenen Arten der gleichen Gattung, die wir vorhatten. Der Penisretractor (*p. r.*) hat sich allein aus dem Verbande des Columellaris gelöst

und entspringt getrennt vom Diaphragma, von dem auch ein starker Retractor, dem Mesenchym selbständig entsprossen, zur Vagina zieht (Textfig. 53 *B*). — Der amerikanische *Prophysaon* schließt sich hier an, indem der Pharynxmuskel und die Fühlermuskeln auseinandertreten; sie entspringen am hinteren Umfang des Diaphragmas (Textfig. 53 *C*). Ähnlich ist es bei unserem *Arion*, der, wie *Prophysaon*, den Penisretractor ganz eingebüßt hat. *Anadenus* zeigt in seinen Arten für sich Übergänge.

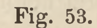
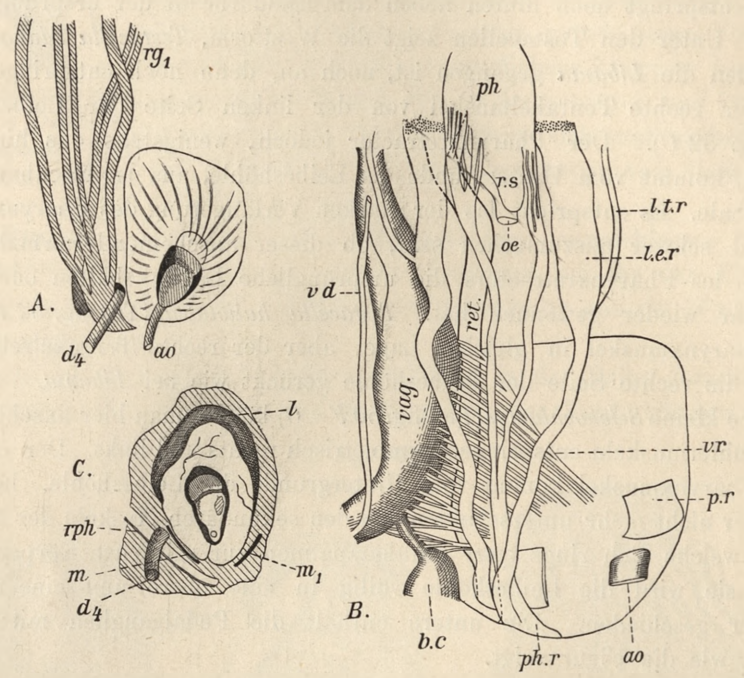


Fig. 53.



Columellaris von einfacheren Stufen der Arioniden. *A Ariolimax californicus.* Neben dem Spindelmuskel Niere und Herz. *ao* Aorta. d_4 Enddarm. rg_1 Genitalretractor oder Retensor. *B Ariolimax columbianus. ao* Aorta. *b.c* Bursa copulatrix. *l.e.r* Linker Ommatophorenretractor. *l.t.r* Linker Fühlerretractor. *oe* Oesophagus. *ph.r* Pharynxretractor. *p.r* Penisretractor. *ret.* Retensor. *r.s* Radulascheide. *vag.* Vagina. *vd* vas deferens. *C Prophysaon Hemphilli.* d_4 Enddarm. *m* und m_1 Insertionen der Tentakelmuskeln. *rph* Pharynxretractor. *A* und *C* nach Simroth. *B* nach Pilsbry.

A. altivagus hat nach Pilsbry die Muskeln für die Tentakel und den Pharynx sämtlich weit getrennt (Textfig. 54 *A*); beim *A. giganteus* fand ich den Pharynxretractor mit dem rechten Tentakelretractor zusammen entspringend.

Geomalacus kann man etwa mit dem *Anadenus altivagus* auf eine Stufe stellen, doch hat sich der Pharynxmuskel weiter von dem Diaphragma entfernt und nach rückwärts verlagert (1656). Noch viel weiter hinten, fast am Körperende, liegt die Insertion des Genitalretractors (Textfig. 54 *B*).

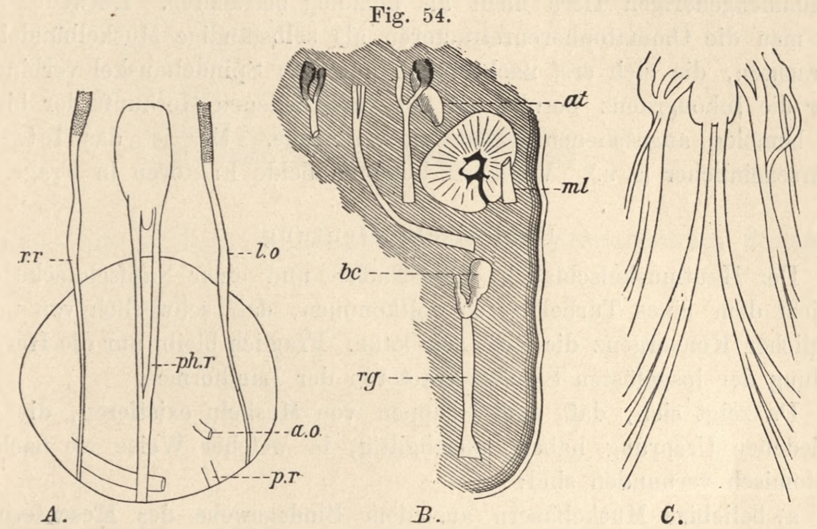
Eigenartig ist endlich die Umbildung bei *Philomycus.* Indem das Diaphragma sich nach hinten über die ganze Rückenfläche ausdehnte,

trennte es nicht nur die Fühlerretractoren, sondern auch den Pharynxmuskel in gesonderte Bündel, die jetzt symmetrisch rechts und links vom Rande des Bodens der Leibeshöhle entspringen (Textfig. 54 *C*). Damit ist das Maximum der Zerlegung in der Gruppe erreicht. Supplementäre Bündel treten für die Fühlermuskeln hinzu, und diese letzteren verhalten sich rechts und links abweichend, da rechts der Penis sich zwischen großem und kleinem Tentakel hindurchwindet.

Janelliden und Soleoliferen.

Die Janelliden und Soleoliferen zeigen im erwachsenen Zustande, der auf die Muskulatur hin allein geprüft ist, anscheinend gar keinen Rest

Fig. 54.



Collumelaris vieler umgebildeter Arioniden. *A Anadenus altivagus*. *ao* Aorta. *ph.r* Pharynxretractor. *p.r* Penisretractor. *l.r* linker, *r.r* rechter Tentakelmuskel. *B Geomalacus maculosus*. *at* Atrium genitale. *bc* Bursa copulatrix. *ml* linker Tentakelmuskel. *rg* Genitalretractor. *C Philomycus*. *A* nach Pilsbry. *B* nach Simroth. *C* Original.

mehr vom Spindelmuskel. Ob etwa die Tentakelmuskeln noch aus ihm entstammen, bleibt fraglich. Bei *Atopos* entspringen sie seitlich vom Leibeshöhlenboden, der linke etwas weiter hinten als der rechte; vorn gabeln sie sich für die beiden Tentakelpaare.

Die verschiedenen sekundären Fühlermuskeln, die hier noch vorkommen, werden bei den Sinneswerkzeugen abgehandelt, ebenso die mancherlei z. T. komplizierten Bündel, die namentlich am Schlundkopf auftreten (s. u.).

Der Penisretractor.

Wie sowohl *Eucalodium* als die Daudebardien zeigen (s. o.), ist auch der Genitalretractor anfangs ein Bündel des Spindelmuskels. In den meisten Fällen rückt aber sein Ursprung weg, bald an das Diaphragma,

bald an den Hautmuskelschlauch. Auffallend ist besonders sein Verhalten zu den rechten Tentakelmuskeln. Meist bedingt durch die mehr nach hinten oder vorn geschobene Geschlechtsöffnung, läuft der Penis mit seinem Retractor einfach neben dem Fühlerretractor hin, ohne zu ihm in Beziehung zu treten, oder aber er kreuzt sich mit dem Ommatophorenretractor, indem er sich zwischen beiden Tentakelmuskeln hindurchschlingt. Bisweilen tritt die Verschiedenheit bei ganz nahe verwandten Formen und bei gleicher vorderer Lage des Genitalporus ein, wie bei *Limax* mit und bei *Agriolimax* ohne die Kreuzung. Noch ist es nicht erklärt, woher die Kreuzung kommt. Nimmt man die Fühlermuskeln streng als Teile des Columellaris, dann darf man wohl die Penisretractoren selbst der eng zusammengehörigen Tiere nicht als homolog betrachten. Entweder also hat man die Ommatophorenretractoren als selbständige Muskelbündel zu betrachten, die sich erst nachträglich mit dem Spindelmuskel verbinden, oder die Inkongruenz beruht auf der verschiedenen Herkunft der bisher als homolog angesehenen Begattungswerkzeuge. Mir ist das letztere wahrscheinlicher (s. u.). Vielleicht kommen beide Faktoren in Frage.

Phyletische Deutung.

Der Hautmuskelschlauch einer Nackt- und einer Napfschnecke entspricht dem eines Turbellars so vollkommen, daß schwerlich von nachträglicher Konvergenz die Rede sein kann. Fraglich bleibt nur die Herausbildung der losgelösten Sonderretractoren der Landformen.

Da zeigt sich, daß zwei Gruppen von Muskeln existieren, die verschiedenen Ursprung haben, gleichgiltig, in welcher Weise sie nachher anatomisch verbunden sind:

a) beliebige Muskelfasern aus dem Bindegewebe des Mesenteriums oder Mesenchyms werden nach Bedarf verstärkt zu lokalen Retractoren und Retensoren, am Kopf, an den Tentakeln, am Pharynx und an den Genitalien — ein klarer Einblick in die gesetzmäßige Verteilung des Mesenchyms steht leider noch aus —.

b) mit der Entwicklung der Schale und der Einstülpung des Körpers in sie hinein lösen sich die von der Spindel in die Haut ausstrahlenden Muskelbündel im Zusammenhange heraus und bilden den Columellaris. Die Einstülpung bezieht sich aktiv lediglich auf das Locomotionsorgan, d. h. der Spindelmuskel umfaßt ursprünglich nur die Bündel, welche die Schale mit der untern Sohlenfläche verbinden, vom Kopf bis zum Schwanzende.

Alle übrigen Komponenten des Columellaris, die Tentakel-, Pharynx- und Genitalmuskeln, beruhen auf nachträglicher Verschmelzung lokaler Muskeln, die in der Längsrichtung des Körpers orientiert waren, mit seinen nächstliegenden Bündeln.

Dabei können die einzelnen, getrennten Bündel einen doppelten Ursprung haben: entweder sie stehen, wie die Fühlermuskeln der Soleoliferen,



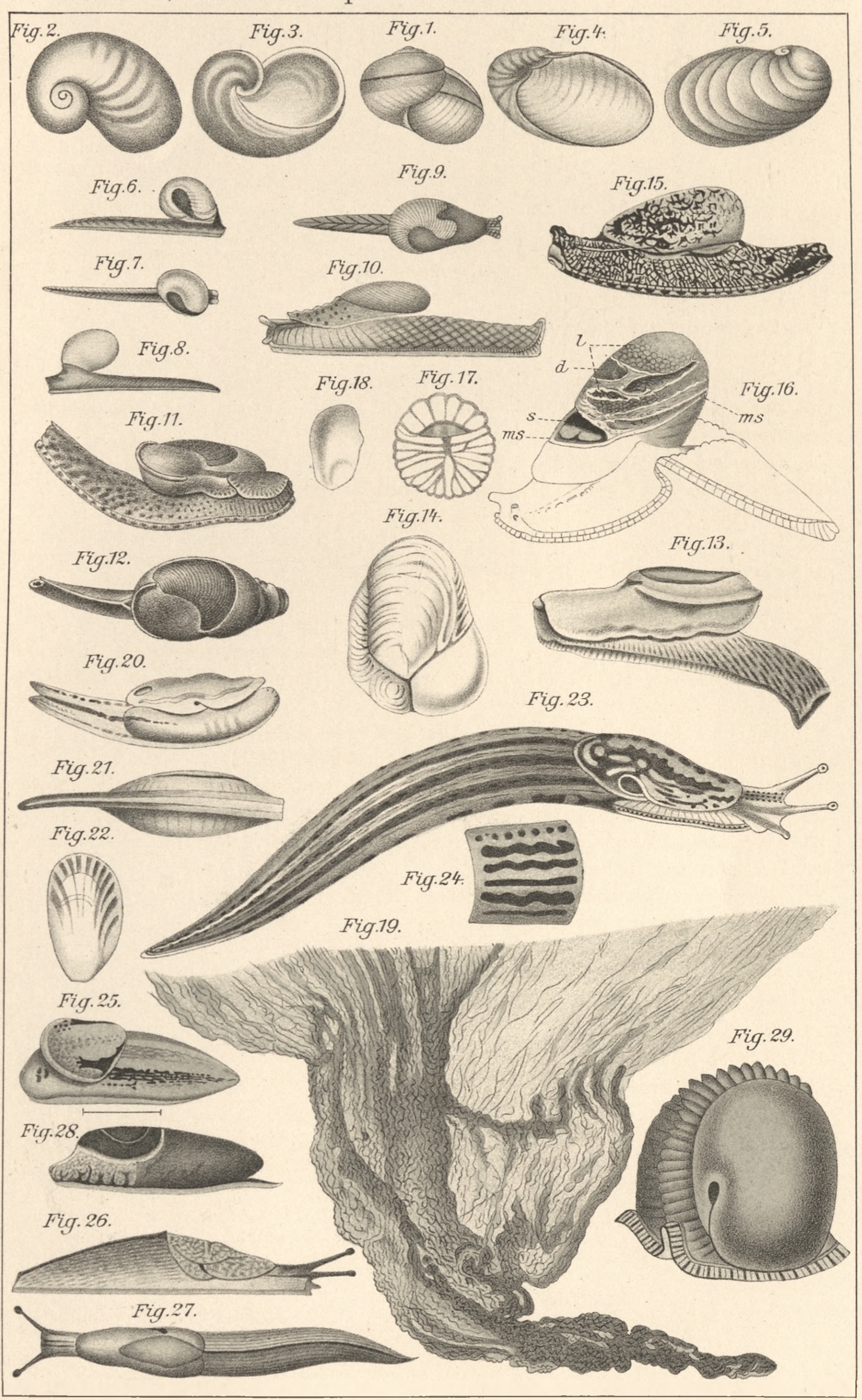
Erklärung von Tafel V

Stylommatophora: Halbnacktschnecken. Nacktschnecken. Schale.
Habitusbilder.

Fig.

1. *Helicarion Cumingi* Beck. Schale.
2. *Helicarion Macgillivrayi* Cork. Schale von oben.
3. Dieselbe, von unten.
4. *Helicarion gigas* Benson. Schale von unten.
5. Dieselbe, von oben.
6. *Paraparmarion elongatus* Coll., von rechts. Vergr. 3 : 2.
7. Derselbe, von oben.
8. Derselbe, von links.
9. *Cryptosemelus gracilis* Coll., von oben. Vergr. 3 : 2.
10. *Apoparmarion Partridgii* Coll., von links. Vergr. 3 : 2.
11. *Zonitarion semimembranaceus* Mart., von rechts.
12. Derselbe, von oben.
13. *Parmarion pupillaris* Humbert, von rechts.
14. Schale desselben, von oben. Vergr. 3 : 2.
15. *Ostracolethe Fruhstorferi* Srth., von links. Vergr. 3 : 2.
16. Dieselbe nach Entfernung des Mantels über dem Intestinalsack. *ms* die Linie, in welcher der Mantel abgetrennt wurde. *d* Darm. *l* Leber. *s* Vertiefung für die Schalenplatte.
17. Schnauze derselben, von vorn. Der Kiefer ist sichtbar.
18. Kalkplatte der Schale von derselben Schnecke.
19. Zipfel derselben Schale, der nur aus dem Periostracum besteht und durch das Mantelloch nach außen hervorragt.
20. *Leptichnus Fischeri* Srth., von rechts. Vergr. 2 : 1.
21. Derselbe, von unten.
22. *Microcyclus Baumanni* Srth. Schale vergr.
23. *Limax maximus*, gebänderte Varietät.
24. Ein Stück einer solchen Varietät, von oben.
25. *Limax maximus*, jung, vergr.
26. *Amalia gagates*, von rechts.
27. Dieselbe, von oben.
28. Dieselbe mit abnormem Hinterende, von links.
29. *Arion empiricorum* in verkürzter Ruhestellung.

Fig. 1—5 nach Pilsbry. 6—10 nach Collinge. 11, 12 nach d'Ailly. 13 nach Semper. 14—22, 25, 28 nach Simroth. 23, 24 nach Moquin-Tandon. 26, 27, 29 nach Taylor.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel VI.

Stylommatophora: Arioniden. Limaciden. Janelliden.
Habitusbilder. Schale.

Fig.

1. *Arion Simrothi* Künkel. Abnormes (atavistisches) Exemplar.
2. Schale eines jungen *Geomalacus maculosus* Allm., von oben, vergr.
3. Eine ebensolche, von unten.
4. *Philomycus Fruhstorferi* Coll.
5. Schale von *Agriolimax agrestis*, vergr.
   a organische Grundlage.
   b verzweigte Kalkplatte.
   c Caleospaerite.
6. Schale von *Limax arborum*, von oben, vergr.
7. Dieselbe, von der Seite.
8. Schale von *Limax caucasicus* Srth.
9. Schale von *Gigantomilax Lederi* Böttg.
10. *Paralimax Brandti* Mart. Schalentasche mit der Schale, von unten.
11. *Neohyalimax brasiliensis*, von oben. Vergr. 2 : 1.
12. Derselbe, von rechts.
13. *Janella (Athoracophorus) papillata* Hutton.
14. *Janella Schauinslandi* Plate. *an* After. *o. ge* Genitalöffnung. *pn* Pneumostom. *re* Nierenöffnung.
15. *Aneitella Berghi* Plate.
16. Dieselbe. Öffnungen am Mantel. *an* After. *atg* Atemgang. *pn* + *re* gemeinsame Lungen-Nieren-Öffnung. *ur* Harnleiter.

Fig. 1—3, 8—12 nach Simroth. 4 nach Collinge. 5—7 nach Leydig. 13 nach Suter. 14—16 nach Plate.

Fig. 1. Fig. 4.

Fig. 9. Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 8.

Fig. 5. a b c Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 10. Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 15. ys

an+pn+re

Fig. 13. Fig. 16. ur pn+re atg an

Fig. 14. re pn an

C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig